

Série A. N° 1231.
N° d'ordre 2099.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques LEANDRI

Préparateur à l'École pratique des Hautes-Études.
Ancien pensionnaire de la Fondation Thiers.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LES THYMÉLÉACÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *24 février* ~~Mars~~ 1930 devant la Commission d'examen.

MM. DANGEARD..... *Président.*

WINTREBERT... }
JOLEAUD..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

—
1930

Série A. N° 1231.

N° d'ordre 2099.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques LEANDRI

Préparateur à l'École pratique des Hautes-Études.
Ancien pensionnaire de la Fondation Thiers.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LES THYMÉLÉACÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Mars 1930 devant la Commission d'examen.

MM. DANGEARD..... *Président.*

WINTREBERT... }
JOLEAUD..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

—
1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS



MM.

Doyen..... C. MAURAIN, professeur, Physique du globe.

Doyens honoraires... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Émile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Électrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN Chimie générale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. LARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales.
A. MAILHE Étude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN Théorie physiques.
V. AUGER Chimie appliquée.
N Astronomie.



E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).	H. MOUTON.....	Chimie physique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
A. GUILLET.....	Physique.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
G. MAUGUIN.....	Minéralogie.	A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).
L. BLARINGHEM.....	Botanique.	L. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
A. MICHEL-LÉVY.....	Pétrographie.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
A. DEREIMS.....	Géologie.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
A. DENJOY.....	Calcul différentiel et intég.	A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P. C. N.).
H. BÉNARD.....	Physique (P. C. N.).	A. DEBIENNE.....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.....	M. FRÉCHET.....	Calcul des probabilités et physiques mathématiques.
G. BRUHAT.....	Physique.		

Secrétaire..... A. PACAUD.

A

MONSIEUR HENRI LECOMTE

Membre de l'Institut, Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle

A

MONSIEUR JULIEN COSTANTIN

Membre de l'Institut, Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle

Hommage respectueux et reconnaissant.

RECHERCHES ANATOMIQUES SUR LES THYMÉLÉACÉES

Par Jacques LEANDRI

INTRODUCTION

L'application de la méthode anatomique à l'étude des Thyméléacées, bien qu'ayant révélé plusieurs faits intéressants, n'a pas encore donné tous les résultats qu'on pouvait en attendre. Outre les travaux du grand anatomiste français Van Tieghem et de K. Supprian, qui ont surtout fait connaître l'histologie de la tige et de la feuille, plusieurs mémoires moins étendus ont étudié l'histologie de l'appareil végétatif, quelques-uns l'ovule et la graine.

Néanmoins, l'étude des Thyméléacées ne constitue pas un sujet épuisé. C'est ainsi que les descriptions des tissus conducteurs et des anomalies qu'ils présentent ne s'appuient pas sur une étude assez complète des éléments conducteurs, dont la présence n'est pas absolument démontrée ; de même, plusieurs auteurs parlent de l'origine de ces anomalies, mais presque tous se bornent à reproduire sans contrôle des interprétations antérieures.

D'un autre côté, la fleur des Thyméléacées, assez bien connue au point de vue de la morphologie externe, a été très peu étudiée au point de vue anatomique, surtout dans ses pièces externes ; or la marche des faisceaux donne des indications intéressantes sur leur valeur.

Enfin, l'étude comparative des caractères anatomiques suivant les régions d'origine, qui peut permettre de séparer ceux qui constituent le type morphologique de la famille de ceux dus à des circonstances de milieu, a été à peine esquissée.

Ces questions, disparates en apparence, se groupent autour

d'une notion que leur étude éclaire : la constitution actuelle des Thyméléacées est très évoluée, comme le montrent la faible plasticité de la structure, la concrescence des verticilles externes de la fleur et la disposition du liber, toujours plus ou moins différente du type normal, et déterminant une marche particulière de la sève.

J'ai pu étudier plusieurs espèces chez presque tous les genres de la famille. Les genres non étudiés (*Brachythalamus*, *Englerodaphne*, *Goodallia* et *Schænobiblos*) sont très rares ou mal connus.

Avant de commencer l'exposé de mes recherches, qu'il me soit permis d'apporter ici l'expression de toute ma reconnaissance à ceux qui m'ont permis de les mener à bien.

D'abord à M. le professeur Lecomte, qui m'a donné l'idée de ce travail et dont les conseils et l'appui m'ont constamment soutenu ; à M. le professeur Costantin, qui m'a si obligeamment reçu dans son laboratoire, et qui a bien voulu accorder à mon Mémoire une place dans les *Annales des Sciences naturelles* ; à M. le Directeur et à MM. les professeurs du Muséum, qui m'ont admis comme boursier auprès de cet établissement ; à M. Rebelliau, directeur, et à MM. les membres du Conseil d'administration de la Fondation Thiers, qui m'ont reçu comme pensionnaire de la Fondation.

Je dois aussi des remerciements à M. le professeur Dangeard, à la Sorbonne ; à MM. Danguy, Gagnepain, Loubière et Pellegrin, sous-directeurs ; à M. Benoist, assistant au Muséum ; à M. Guinet ; à M. von Faber, de Buitenzorg, soit pour les conseils qu'ils m'ont donnés, soit pour les échantillons qu'ils m'ont procurés. Qu'ils veuillent bien agréer ici l'expression de ma sincère gratitude.

CARACTÈRES ET CLASSIFICATION DES THYMÉLÉACÉES

La famille des Thyméléacées forme un groupement assez homogène.

Ce sont des arbrisseaux ou des arbres, rarement des herbes, à feuilles simples, entières et sans stipules, isolées ou quelquefois opposées. Les fleurs sont presque toujours régulières, tétra ou pentamères. Le périanthe tubuleux se divise à la gorge en lobes et, chez plusieurs genres, porte en outre des écailles. L'androcée est diplostémoné ou isostémoné. Le pistil est libre et formé de 1-2 ou 4-5 loges uniovulées. Les fruits comprennent des baies, des drupes et des capsules. La graine pendante à raphé latéral, avec ou sans albumen, renferme un embryon droit à radicule supère.

Ces plantes sont répandues dans les cinq parties du monde, sous des climats très différents. Elles n'ont en France que quelques espèces des genres *Daphne* et *Thymelæa*.

Formant un ensemble homogène, cette famille est difficile à rapprocher d'autres groupes. Bien que son étude systématique ait suscité des travaux d'Adanson (1), de Meisner (2), de Decaisne (3), de Baillon (4), de Bentham et Hooker (5), de M. Gilg (6), de M. Lecomte (7), de M. Urban (8), pour ne citer que les principaux, le problème de ses affinités n'est pas complètement résolu. Decaisne distinguait ainsi les Thyméléacées des familles qu'il considérait comme voisines :

« Les Santalacées ont un périanthe à estivation valvaire

(1) Fam. des plantes, II, 278, 1763.

(2) DE CANDOLLE, *Prodromus*, XIV, 493, 1857.

(3) *Ann. Sc. Nat.*, sér. 2, XIX, 35-41 — Voy. « Vénus » (Bot.), 13.

(4) *Adansonia*, XI, fasc. 10, p. 290, 1875. — *Hist. des pl.*, t. VI, p. 100, 1877.

(5) BENTHAM, in *Hook. Lond. Journ.*, II, p. 231, etc.

(6) *Octolepis*, in ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XXVIII, p. 141, 1899. — *Verwandtschaftsverhältnisse der Thymelæales* (*Bot. Jahrb.*, t. XVIII, p. 489-574, 1894.

(7) *Notulæ System*, t. III, nos 4 (1915) et 7 (1916); *Bull. Mus.*, 1915.

(8) *Symb. Ant.*, II, p. 453.

(et non imbriquée), l'ovaire infère, les ovules réduits au nucelle au sommet d'un placentaire central libre, la graine albuminée. Les Éléagnacées ont l'ovule dressé, basilaire, des rameaux spinescents, des feuilles couvertes de squamules peltées. Les Protéacées ont l'estivation valvaire et la radicule infère. Les Rosacées ont un port différent, des feuilles stipulées, un liber sans fibres tenaces, et ne renferment pas de principe vésicant. »

Bonnier et Leclerc du Sablon rangent les Thyméléacées, avec les familles voisines des Éléagnacées et des Pénéacées, dans la série des Rosacées et des Papilionacées, mais en signalant des affinités avec diverses Apétales. D'autre part, Heintze (1) constate des caractères de parenté avec les Lythracées.

Les auteurs ont aussi cherché à établir les affinités des Thyméléacées par la méthode anatomique. Avant d'exposer mes recherches personnelles, je résumerai brièvement les résultats déjà acquis.

STRUCTURE DES TIGES ET RAMEAUX. — La présence de « liber circummédullaire » est signalée chez tous les genres, à l'exception du *Drapetes* et de l'*Octolepis*. Toutefois, l'affirmation de la nature libérienne de ce tissu ne paraît pas reposer sur une étude approfondie : l'existence des cribles n'est pas formellement indiquée. La description des tubes criblés et des cals qui les obturent ne se trouve dans aucun travail.

Ce tissu, d'épaisseur variable, montre souvent des fibres sur son bord interne et même à son intérieur. Il est produit parfois par un cambium circummédullaire.

La moelle présente chez quelques genres des cellules scléreuses.

Le bois renferme des vaisseaux disposés ordinairement par petits groupes, d'un diamètre allant jusqu'à 70 μ et pourvus de ponctuations simples et aréolées.

On ne trouve que chez quelques espèces du parenchyme ligneux, en bandes tangentielles. Les fibres (prosenchyme)

(1) Phylogénie des Cormophytes, Lund, 1925 (p. 75).

sont généralement à parois minces et pourvues de ponctuations aréolées. Les rayons du bois sont uni ou bisériés, rarement quadrisériés.

Sept genres de la famille présentent du « liber inclus » dans le bois secondaire : ce sont les *Aquilaria*, *Gyrinopsis*, *Gyrinops*, *Brachythalamus*, *Linostoma*, *Lophostoma* et *Synaptolepis*. D'après la plupart des auteurs, ce tissu est produit par le bord interne du cambium. Quant aux cribles, leur présence n'est affirmée catégoriquement que chez le *Brachythalamus*, par Solereder (1).

La disposition du liber rappelle celle des *Tilia* ; les fibres sont visibles sur les cassures fraîches des rameaux ; elles présentent, chez quelques espèces, des épaississements ; leur répartition dans le liber est plus ou moins régulière.

Van Tieghem (2) attribue une grande importance à l'origine du liège, qui se forme, suivant les cas, dans l'épiderme ou dans l'assise subépidermique.

On observe chez plusieurs espèces la gélification de cellules de l'épiderme et de l'assise subépidermique.

STRUCTURE DES FEUILLES. — Les feuilles ont une structure bifaciale, avec des cellules en palissade courtes ; parfois (*Pimelea*, *Stellera*, *Thymelæa*, *Diarthron*), la structure est centrique.

Le mésophylle renferme chez plusieurs espèces des fibres lignifiées. On n'y trouve pas d'organes sécréteurs.

Les faisceaux vasculaires sont aussi accompagnés de fibres ; c'est aussi souvent un faisceau de fibres qui forme la marge foliaire.

Les faisceaux vasculaires de la nervure médiane comprennent des fascicules libériens supérieurs chez plusieurs genres ; ils n'en présentent pas chez les autres.

Le parenchyme renferme de l'oxalate de calcium sous diverses formes cristallines auxquelles Van Tieghem attribue une grande importance systématique ; mais cette dernière est niée par Supprian, Gilg et Solereder.

(1) System. Anat. der Dicotyl. (suppl.), p. 282-284, Stuttgart, 1908.

(2) Struct. et affin. des Th. (*Ann. Sc. Nat.*, 7^e sér., t. XVII, p. 185, 1893).

L'épiderme foliaire est formé de cellules tabulaires, avec des membranes latérales qui sont droites sur la face supérieure, mais parfois ondulées sur la face inférieure. La cuticule est ordinairement lisse.

On a observé la gélification de la membrane interne de cellules épidermiques chez des espèces de vingt-six genres.

Il y a des cellules épidermiques spéciales chez le *Phaleria coccinea* (Gaud.) Baill. et le *P. octandra* (Burm.) Baill.

Les stomates sont situés au niveau de l'épiderme ou surbaissés. Certains *Passerina* ont des feuilles appliquées contre les rameaux, qui ne présentent de stomates que sur la face supérieure (où se trouve aussi le tissu lacuneux).

Chez diverses espèces, on trouve des stomates situés au fond de cavités piriformes, dont la paroi se compose de six à huit cellules soudées par leurs membranes latérales.

Les poils sont presque toujours unicellulaires.

Les résultats anatomiques ne montrent pas des affinités nouvelles des Thyméléacées avec d'autres familles. Par contre, ils apportent des caractères de valeur pour distinguer les tribus et les genres. Je suivrai ici la division établie par Gilg dans les *Naturlichen Pflanzenfamilien*, à quelques différences près.

Thymelæaceæ.

A. Faisceaux criblés intraligneux dans la tige :

- | | |
|--|------------------------|
| 1. Ovaire uniloculaire. Sub-fam. | } <i>Thymelæoideæ.</i> |
| 2. Ovaire biloculaire. Sub-fam. | |
| <i>a.</i> Disque hypogyne, drupe. | <i>Phalerioideæ.</i> |
| <i>b.</i> Pas de disque, capsule. | <i>Aquilarioideæ.</i> |

B. Pas de faisceaux criblés intraligneux dans la tige :

- | | |
|--|------------------------|
| 1. Ovaire uniloculaire, port de Mousse ... | <i>Drapetoideæ.</i> |
| 2. Ovaire à 4 loges, arbrisseaux | <i>Octolepidoideæ.</i> |

TRIBUTUS.

Thymelæoideæ.

A. Écailles pétaloïdes.

1. Tube floral « articulé », péricarpe membraneux, pas de disque *Gnidiæ*.
Androcée diplostémone. ... *Gnidiinæ* (*Gnidia* L.).
Androcée isostémone. *Struthiolinæ* (*Struthiola* L.).
2. Tube floral non articulé, péricarpe charnu.....
..... *Dicranolepideæ*.

Grandes écailles fendues jusqu'à la base.

- a. Disque à la base de l'ovaire.....
... *Dicranolepidinæ* (*Dicranolepis* Planch.).
- b. Pas de disque..... *Linostomatinæ*.
(*Linosoma* Wall., *Lophostoma* Meisn., *Enkleia* Griff., *Englerodaphne* Gilg.).

Écailles peu développées, en anneau.....
..... *Synaptolepidinæ*.
(*Synaptolepis* Oliv., *Stephanodaphne* Baill.).

B. Pas d'écailles pétaloïdes.

1. Androcée diplostémone *Daphneæ*.

Tube floral articulé.

- a. Nectaires à la gorge du tube.....
..... *Cryptadeniinæ*.
(*Cryptadenia* Meisn., *Lachnæa* L.).
- b. Nectaires à la base ou absents. *Passeriniinæ*.
(*Passerina* L., *Chymococca* Meisn., *Diarthron* Turcz., *Stellera* L., *Dais* L.).

Tube floral non articulé.

- a. Nectaires à la base de l'ovaire, en anneau..
..... *Daphninæ*.
(*Daphne* L., *Edgeworthia* Meisn., *Ovidia* Meisn., *Thymelæa* Endl., *Dirca* L., *Erioso-lena* Blume, *Rhamnoneuron* Gilg, *Pentathymelæa* L. Lec., *Craterosiphon* Engl. et Gilg.).

En lobes ou languettes *Wikstrœmiinæ*.
 (*Wikstrœmia* Endl., *Linodendron* Griseb., *Lasiodenia* Benth., *Daphnopsis* Mart. et Zucc.,
Hyptiodaphne Urb., *Goodallia* Benth., *Funi-fera* Leandr.).

b. Nectaires à la gorge *Lagettinæ*.
 (*Lagetta* Juss.).

2. Androcée non diplostémone.

Autant d'étamines que de lobes. *Schœnobibleæ*.
 (*Schœnobiblos* Mart. et Zucc.).

Deux étamines *Pimeleæ*.
 (*Pimelea* Banks et Soland.).

Phalerioideæ.

1. Écailles pétaloïdes, tube caduc, feuilles opposées
 *Phaleriæ*.

(*Phaleria* Jack. = *Drymispermum* Reinw. = *Plutonia*
 Noronha = *Pseudais* Decne = *Leucosmia* Benth.).

2. Pas d'écailles, tube caduc, feuilles opposées . . . *Peddieæ*.
 (*Peddiea* Harv.).

Aquilarioideæ.

[*Aquilaria* Lam. (= *Agallochum* Lam. = *Ophispermum*
 Rchb. = *Ophispermum* Lour.) ; *Gyrinopsis* Decne, *Gyrinops*
 Gærtn. (= *Lachnolepis* Miq.) ; *Brachythalamus*
 Gilg].

Drapetoideæ.

(*Drapetes* Banks = *Kelleria* Endl. = *Daphnobryon* Meisn.).

Octolepidoideæ.

(*Octolepis* Oliv.).

ÉTUDE DES CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES

Nous avons vu que l'étude anatomique des Thyméléacées a déjà révélé l'existence d'un certain nombre de caractères communs à l'ensemble de la famille.

Mais, d'un autre côté, ces plantes vivent dans des régions éloignées les unes des autres et soumises, par suite, à des climats différents. On observe des caractères de structure qui varient d'une région à l'autre, tout en restant semblables chez les Thyméléacées d'une même contrée.

L'épaisseur particulière de la cuticule foliaire, chez les espèces du Cap, a déjà été signalée par Supprian (1). Mais ce caractère n'est pas le seul propre aux espèces de cette région. Je grouperai les régions qui se rapprochent par le climat, et je chercherai à mettre en évidence les caractères anatomiques communs aux Thyméléacées qui les habitent. Le climat étant lui-même caractérisé par ses éléments, qui sont la température, l'humidité, la luminosité de l'air, etc., je m'efforcerai ensuite de déterminer les facteurs à l'action desquels il convient d'attribuer chacun de ces caractères.

Il faut se rappeler, en outre, que l'aire de répartition de la plupart des espèces de la famille coïncide avec celle d'un climat donné. Ces plantes ne paraissent pas pouvoir s'adapter à une vie différente. M. Thoday (2) déclare même, à propos des *Passerina*, que chaque espèce « a sa constitution physiologique distincte et se trouve adaptée à une intensité déterminée des facteurs externes ».

Néanmoins, quelques autres espèces sont cosmopolites. Chez ces dernières, on constate que les plantes de la même espèce présentent des différences anatomiques, suivant le

(1) Beiträge zur Kenntnis der Th. und Penæaceæ (*Engler Bot. Jahrb.*, XVIII, p. 306-353, 1894).

(2) The geographical distribution and ecology of *Passerina* [*Ann. of Bot.*, 1925 (39), p. 175-208].

climat de leur pays d'origine. Or les caractères particuliers à un climat donné se retrouvent chez les autres Thyméléacées habitant la même contrée, mais plus étroitement localisées.

Il est donc permis d'attribuer à l'action du climat l'existence des caractères qui se rencontrent chez presque toutes les espèces soumises à un climat déterminé, et qui diffèrent chez des espèces soumises à un climat différent.

1. — CLIMAT MÉDITERRANÉEN.

Caractères climatiques. — Chutes de pluie pendant la saison froide, grande sécheresse pendant la période de végétation.

Régions soumises à ce climat. — Bassin méditerranéen, environs du Cap (région comprise entre la côte et le rebord des hauts plateaux), Australie méridionale (État de Victoria).

Espèces étudiées. — Du Cap : *Cryptadenia grandiflora* (L.) Meisn. (lieux pierreux au Mont de la Table), *Lachnæa densiflora* Meisn. (ouest du Cap), *Passerina filiformis* L., *Chymococca empetroides* Meisn. (= *Passerina ericoides* L.) (Simons Bay), *Struthiola erecta* L. (Mont de la Table, entre 1 000 et 1 200 mètres), *Struthiola striata* Lam.

Cryptadenia brevifolia Meisn., *Gnidia humilis* Meisn., *Gnidia pinifolia* L., *Lachnæa diosmoides* Meisn., *L. filamentosa* (Linn. f.) Gilg, *L. purpurea* Lam., *Passerina paleacea* Wikstr., *P. rigida* Wikstr., *Struthiola longiflora* Lam., *S. tomentosa* Andr.

De la région méditerranéenne : *Daphne Gnidium* L., *D. oleoides* Schreb., *Thymelæa hirsuta* (L.) Endl. (= *Passerina hirsuta* L.), *T. nitida* Endl., *T. Passerina* (L.) Coss. et Gren. (= *Thymelæa arvensis* Lam. = *Passerina annua* Wikstr.).

De l'Australie du Sud-Est : *Phaleria Neumannii* F. v. M. (Acacia Creek, N. S. W.), *Pimelea flava* R. Br. (Victoria), *P. glauca* R. Br.

Caractères anatomiques généralement observés. — Afin d'alléger l'exposé, je ne donnerai pas la description des caractères pour chacune des espèces étudiées, mais seulement celle d'une espèce typique, et ensuite la moyenne des résultats, pour l'ensemble des espèces. Les exceptions, qui sont rares,

doivent être attribuées à des circonstances locales et ne font donc que confirmer la règle.

a. — Description
du *Daphne Gnidium* L.

Feuille. — Épiderme supérieur formé de grands éléments ($30\ \mu$) dédoublés, à cuticule de $6\ \mu$ environ d'épaisseur, sans stomates. Tissu en palissade épais et formé de courts articles superposés (caractère propre aux plantes *héliophiles* d'après certains auteurs). Lacunes petites. Épiderme inférieur simple, formé de petits éléments, recouvert d'une cuticule de $4-5\ \mu$ d'épaisseur, comprenant des stomates nombreux, mais profondément enfoncés et protégés par un anneau d'épaississement

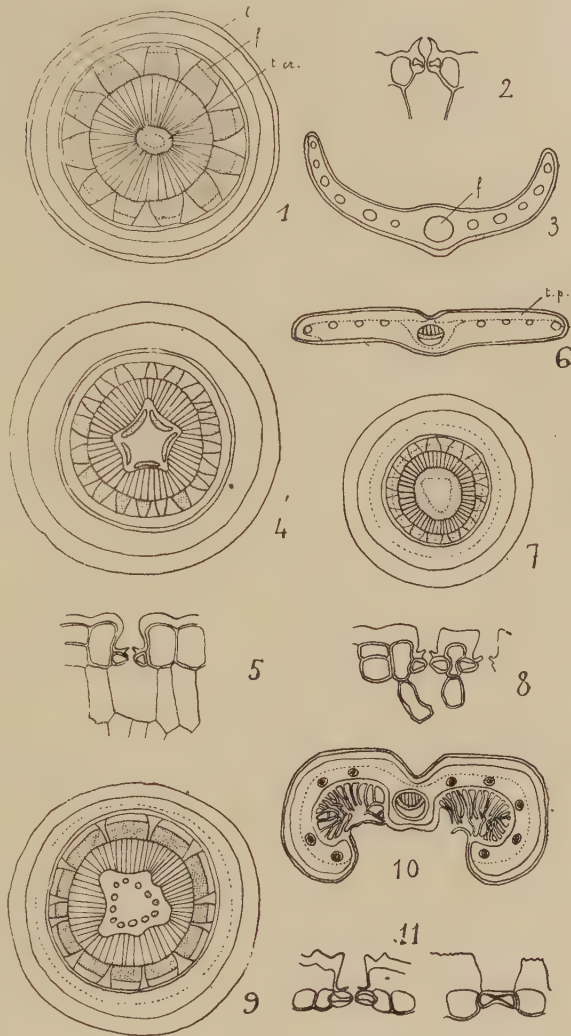


Fig. 1. — *Struthiola striata*. 1, coupe transv. de rameau : l., liège ; f., paquets de fibres ; t. cr., tissu criblé interne ; 2, stomate avec anneau d'épaississement ; 3, coupe transv. de feuille : f., faisceaux. — *Daphne Gnidium*. 4, coupe transv. de rameau ; 5, stomate surbaissé, avec anneau d'épaississement. — *D. oleoides*. 6, coupe transv. feuille ; t. p., tissu en palissade ; 7, coupe transv. de rameau ; 8, stomate. — *Pentathymelæa thibetensis*. 9, rameau ; 10, coupe transv. de feuille ; 11, stomates.

cutinisé. Les cellules de bordure des stomates sont de la

forme ordinaire, à lumière amincie au milieu et dilatée aux extrémités en haltère. Elles ont des parois cellulósiques faiblement et uniformément épaissies, ce qui conduit à penser que les variations d'ouverture de l'ostiole sont faibles. Les faisceaux sont entourés d'une gaine de parenchyme. Leur bois n'est pas très développé ; par contre, ils sont accompagnés, du côté externe, de nombreuses fibres prenant le vert d'iode.

Tige. — Liège épais (15 à 20 assises chez des rameaux de 5 millimètres). Fibres péricycliques très nombreuses, formant presque un anneau continu. Les fibres sont aussi très abondantes dans le liber et la zone circummédullaire (toutes ces fibres sont colorées par le vert d'iode, mais non par la phloroglucine, sauf la zone interne de leur paroi). Vaisseaux de bois nombreux (250 au millimètre carré), mais petits.

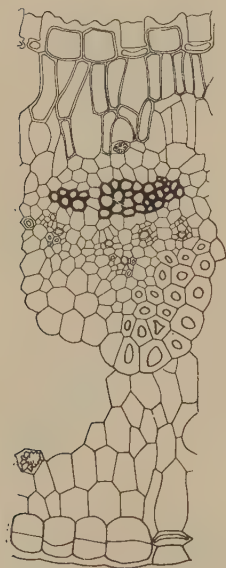


Fig. 2. — *Cryptadenia brevifolia*. Coupe transv. du limbe vers le faisceau principal.

b. — Caractères généraux.

Feuilles. — Cuticule épaisse (6 μ en moyenne ; 10 chez certains *Passerina* et *Chymococca*).

Épiderme avec nombreuses cellules doublées, souvent plus grandes que les autres (exception : *Struthiola striata*) ; hauteur des cellules épidermiques : de 15 μ (petites cellules) à 35 μ (grandes cellules). Stomates toujours surmontés d'un anneau d'épaississement plus ou moins fort et souvent enfoncés. Rarement des poils.

Mésophylle souvent centrique. Quand la structure est bifaciale, 1 à 2 assises palissadiques, dont les cellules mesurent 20-30 μ

sur 7 μ . Mésophylle peu lacuneux.

Faisceaux libéro-ligneux entourés d'une gaine de cellules un peu collenchymateuses.

Tige. — Liège très épais (au moins 1/10 du rayon, en général 1/6 à 1/4 dans les jeunes branches).

Fibres péricycliques et libériennes très abondantes et lignifiées. Bois renfermant beaucoup de vaisseaux (environ 200 au millimètre carré, souvent beaucoup plus).

Moelle petite.

2. — CLIMATS CONTINENTAUX FROIDS AVEC FAIBLES CHUTES DE PLUIE.

Régions soumises à ce climat. — Mongolie, Thibet.

Espèces étudiées. — *Diarthron linifolium* Turcz., *D. vesiculosum* C. A. Mey., *Pentathymelæa thibetensis* H. Lec., *Stellera Chamæjasme* L.

Caractères anatomiques généralement observés. — Ce sont presque les mêmes qu'au paragraphe précédent, sauf en ce qui concerne le liège, qui peut manquer, et la moelle qui peut être grande. Les poils se rencontrent en abondance chez le *Pentathymelæa*. Le mésophylle est bifacial.

3. — CLIMATS CONTINENTAUX SUBTROPICAUX (forme extrême : climat désertique).

Régions soumises à ce climat. — Une partie de l'Afrique du Sud (Kalahari) et du Nord (Sahara).

Espèces étudiées. — *Gnidia anthylloides* (Linn. f.) Gilg (= *Lasiosiphon anthylloides* Meisn.), *G. capitata* Linn. f. (= *Lasiosiphon linifolius* Dcne), *G. gymnostachya* (C. A. Mey.) Gilg (= *Arthrosolen gymnostachys* C. A. Mey.), *G. imbricata* Linn. f., *G. juniperifolia* Lam., *G. Kraussiana* Meisn. (= *Lasiosiphon Kraussii* Meisn.), *G. macropetala* Meisn. (= *Lasiosiphon macropetalus* Meisn.), *G. penicillata* Licht., *G. pubescens* Berg., *G. sericea* L., *G. spicata* (Linn. f.) Gilg [= *Arthrosolen spicatus* (Linn. f.) C. A. Mey.], *Thymelæa microphylla* Coss. et Gren.

Caractères anatomiques généralement observés. — Ce sont presque toujours les mêmes qu'au paragraphe premier.

4. — a. — CLIMATS TEMPÉRÉS, SANS SAISON FROIDE
ET SANS SAISON SÈCHE D'ÉTÉ (Chine, Natal).

b. — CLIMATS TEMPÉRÉS AVEC SAISON FROIDE ET SÈCHE ET
INFLUENCE DE LA MOUSSON (pluies d'été) (Mandchourie,
Se-Tchuen, côte orientale du Japon central, etc.).

Espèces étudiées. — *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg (= *A. grandiflora* Benth.), *Dais cotinifolia* L., *Daphne Genkwa* Sieb. et Zucc. (= *D. Fortunei* Lindl.), *Edgeworthia Gardneri* (Wall.) Meisn. (plantes du Se-Tchuen méridional et du Japon), *Gnidia transvaalensis* Gilg, *Peddiea africana* Harv. (= *Peddiea Harveyi* Meisn. = *P. Dregei* Meisn.), *Stellera circinata* H. Lec., *S. Fargesii* H. Lec., *Wikstrœmia canescens* (Wall.) Meisn. (plante du Fuji-Yama), *W. indica* (L.) C. A. Mey.

Description d'une espèce typique : *Edgeworthia Gardneri*
(Wall.) Meisn.

Feuille. — Épiderme supérieur formé de grands éléments, dont quelques-uns seulement dédoublés. Les faisceaux vasculaires sont rattachés à cet épiderme par du collenchyme. L'épiderme inférieur est simple, formé d'éléments plus petits que le supérieur, et porte quelques stomates. La cuticule est peu épaisse (2-3 μ) sur l'une et l'autre face.

Il y a des lacunes même dans le tissu en palissade, qui est formé d'une seule assise de cellules, allongées normalement à la surface de la feuille (50 μ sur 15 μ) (l'épaisseur totale de la feuille est en moyenne 150 μ).

Les stomates sont situés au niveau des cellules épidermiques et dépourvus d'anneau d'épaississement. Une coupe normale à la grande longueur de l'ostiole montre les cellules de bordure du stomate triangulaires, un des angles (dont les deux côtés sont les plus épais) étant tourné vers l'ostiole (c'est la forme la plus fréquente des cellules de bordure de stomates).

Tige. — Liège et écorce minces, mais fibres pérycylques assez abondantes. Bois épais, mais avec vaisseaux peu nombreux (environ 100 au millimètre carré).

Caractères anatomiques généralement observés. — Pour l'épaisseur de la cuticule, la structure du mésophylle, l'épaisseur du liège de la tige, le nombre des vaisseaux de bois, etc., ces plantes présentent des caractères intermédiaires entre ceux qui ont été décrits aux paragraphes précédents et ceux qui se rencontrent chez les espèces des climats humides.

5. — CLIMATS ÉQUATORIAUX (chauds sans période sèche).

Caractères du climat. — Chaleur et humidité constantes.

Régions soumises à ces climats. — Iles de l'Océanie, bassins de l'Amazonie et du Congo, Amérique centrale.

Espèces étudiées. — *Dicranolepis vestita* Engl. (Cameroun), *Lasiadenia rupestris* Benth. (berges inondées de l'Orénoque), *Lophostoma calophylloides* Meisn. (Barra, Rio Negro), *Peddiea longiflora* Engl. et Gilg (Togo), *Peddiea Zenkeri* Gilg (Cameroun), *Phaleria acuminata* (A. Gray) Gilg, *P. Billardieri* Decne, *P. disperma* (Forst.) Baill., *P. lanceolata* (A. Gray) Gilg, *P. montana* (Seem.) Gilg, *P. ovata* (Decne), *P. pubiflora* (Seem.) Gilg, *P. subcordata* (Seem.) Gilg, toutes des îles Fiji.



Fig. 3. — *Phaleria Billardieri*. Coupe transv. : bord du limbe et marge foliaire. Épiderme simple, mésophylle lacuneux, pas de fibres. Gr. $\times 500$.

Caractères anatomiques généralement observés. — *Feuille.* — Épiderme simple, cuticule plus mince que chez les espèces précédentes, mésophylle très lacuneux.

Tige. — Faible développement du liège et des fibres.

On voit que les plantes soumises à ce climat présentent peu de caractères communs.

6. — CLIMATS TROPICAUX.

Caractères du climat. — Chaleur et humidité moins accusées et moins uniformes que dans le cas précédent.

Régions soumises à ce climat. — Soudan, Antilles, Afrique orientale (Mozambique), Sénégal (période sèche plus importante), Sud du Brésil (même caractère), Indo-Chine et Philippines (deux périodes humides dues aux moussons d'hiver et d'été).

Espèces étudiées. — *Daphnopsis longiflora* Taub. (Sobrado, Rio de Janeiro), *D. tinifolia* (Sw.) Meisn. (Tobago), *Funifera fasciculata* Meisn. (Nova Friburgo, Rio de Janeiro), *F. utilis* Leandr. (Corcovado, près Rio de Janeiro), *Gyrinops moluccana* (Miq.) Baill. (Moluques), *Gyrinopsis Cumingiana* Decne (San Antonio, Laguna, Luçon), *Hyptiodaphne crassifolia* Urb. (Barahona, Saint-Domingue), *Lagetta lintearia* Lamk. (Jamaïque), *Linodendron Lagetta* Griseb. (Cuba), *Linostoma decandrum* Wall. (Kemarath, sur le Mékong), *L. persimile* Craib (Chiengmai, Siam), *L. scandens* Kurz var. *Cambodiana* H. Lec. (Cambodge), *Phaleria amboinensis* Merr. (Amboine, Moluques), *P. Cumingii* F. Vill. (Palauan, Luçon), *P. Perrotetiana* F. Vill. (Manille), *P. platyphylla* Merr. (Panay, Philippines), *Synaptolepis Kirkii* Oliv. (Zanzibar).

Description d'une espèce typique : *Phaleria Perrotetiana*
F. Vill.

Feuille. — Épiderme simple, à petits éléments, un peu plus grands sur la face supérieure que sur la face inférieure. Cette dernière présente les stomates, qui sont situés au niveau de l'épiderme et dépourvus d'anneau d'épaississement. Le tissu en palissade est formé d'une seule couche de cellules assez courtes. Le tissu lacuneux, au contraire, est relativement épais, et les lacunes qu'il renferme sont très volumineuses.

Quelques-uns des faisceaux vasculaires de la feuille sont entourés d'une gaine de parenchyme.

Tige. — Liège très peu épais ($1/50$ à $1/40$ du rayon), de même que l'écorce. Fibres pérycylques peu abondantes ; liber présentant une tendance à se disposer en couches alternatives formées les unes de fibres, les autres de tubes criblés et de parenchyme. Peu de vaisseaux dans le bois (15 à 20 au millimètre carré). Le bois comprend surtout des trachéides et quelques fibres ; il est interrompu par des rayons de bois doubles à cellules lignifiées.

Caractères anatomiques généralement observés.

— *Feuille.* — Cuticule mince (3μ) ; épiderme simple et quelquefois papilleux, tissu en palissade généralement épais (60μ) ; mésophylle très lacuneux.

Tige. — Suber et écorce minces (chacun environ $1/20$ à $1/10$ du rayon), fibres peu nombreuses dans le péricycle et le liber ; vaisseaux assez peu nombreux dans le bois (min. 15 , max. 250 , moy. 105 au millimètre carré).

ORIGINE DES CARACTÈRES OBSERVÉS.

Nous venons de montrer que les caractères différents suivant le climat du pays d'origine étaient surtout : l'épaisseur de la cuticule, l'existence ou l'absence du dédoublement en hauteur d'une partie des cellules épidermiques, la structure du mésophylle, bifacial ou centrique et plus ou moins lacuneux ; l'abondance et la lignification des fibres, l'épaisseur du liège et le nombre des vaisseaux dans le bois secondaire des rameaux.

Les observations et la morphologie expérimentale ont montré que, dans l'ensemble du règne végétal, la variation de ces caractères était liée à l'état de sécheresse plus ou moins grande de l'air. Or, nous avons surtout observé des



Fig. 4. — *Ph. Perrotetiana*. Coupe transv. de rameau : suber et écorce minces, fibres et vaisseaux peu abondants. Gr. $\times 150$.

différences entre les plantes de régions qui se distinguaient par l'humidité.

Certaines des différences observées doivent être aussi attribuées à la quantité de lumière reçue par la plante. En effet, on remarque, en comparant les espèces des régions équatoriales à celles des régions tropicales, que l'épaisseur du tissu en palissade est moins forte en moyenne chez les premières. En outre, la moelle de leur tige est plus petite, les vaisseaux dans leur bois moins nombreux.

De nombreuses observations prouvent que le premier au moins de ces caractères est, chez les végétaux en général, sous la dépendance de la quantité de lumière reçue par la plante.

Or, on sait que les régions équatoriales reçoivent moins de lumière que les régions tropicales, au niveau du sol, à cause de la forte nébulosité de l'air et aussi de la densité de la végétation.

Les observations faites sur les Thyméléacées confirment donc la règle générale, en ce qui concerne la relation entre l'éclairement et l'épaisseur du tissu en palissade.

Quant aux facteurs autres que la sécheresse et la lumière, leur influence ne peut être déduite des observations effectuées.

CONCLUSION

On rencontre des caractères particuliers chez les Thyméléacées des régions sèches : la feuille est couverte d'une cuticule épaisse, présente un épiderme dédoublé et des stomates surmontés d'un fort anneau d'épaississement. Le mésophylle, souvent centrique, est peu lacuneux. Les tiges et les rameaux ont un liège épais, un fort anneau de fibres péricycliques lignifiées, une moelle petite et de nombreux vaisseaux dans le bois.

Les Thyméléacées des régions humides se font remarquer, en général, par les caractères opposés.

Les particularités de la structure en relation avec l'éclaire-

ment et la température sont souvent masquées par celles dues à la sécheresse, mais elles peuvent être distinguées dans certains cas (épaisseur du tissu en palissade de la feuille).

Les plus importantes des anomalies de structure qu'on rencontre dans la famille (fonctionnement des assises génératrices, disposition anormale du liber) ne semblent pas être sous la dépendance immédiate du climat.

En un mot, les influences climatiques, bien qu'ayant une certaine importance, n'apportent jamais un bouleversement dans le plan de structure de la famille.

On cite souvent, pour appuyer l'opinion opposée, l'exemple des *Drapetes* de la Terre de Feu, qui vivent sous un climat très rigoureux et sont dépourvus de liber interne ; or, ce fait est un mauvais argument, car les espèces de ce genre vivant sous d'autres climats présentent aussi ce même caractère, qu'il est donc hasardeux d'attribuer à l'adaptation.

Cet exemple ne saurait donc infirmer nos conclusions.

CONSTITUTION DU LIBER ET DU BOIS

Bien que Van Tieghem et Supprian aient déjà décrit la structure du liber et du bois chez les Thyméléacées, on ne peut dire qu'elle soit actuellement bien connue. En effet, les tubes criblés n'ont pas été décrits ; les fibres du liber ont été l'objet de quelques remarques intéressantes de Jencic (1), mais n'ont été mesurées que chez quelques rares espèces. Quant à la disposition relative des éléments du bois secondaire, vaisseaux et fibres, elle n'a été étudiée que chez un petit nombre d'espèces, en particulier par Houlbert (2).

Ces différents points méritent d'être examinés à nouveau ; on connaît en effet diverses plantes où l'on avait cru observer des faisceaux de liber anormalement situés ; or ces faisceaux étaient simplement constitués de cellules de faible diamètre, mais dépourvues de cribles sur leurs parois terminales, chez certaines Euphorbiacées par exemple (3). Il est donc utile de connaître avec certitude la forme et la répartition des tubes criblés. On peut en dire autant des fibres libériennes et péri-cycliques. Quant à la disposition des éléments du bois, au « plan ligneux », il est intéressant de voir si les diverses tribus ont chacune leur disposition particulière, ou, en d'autres termes, si ce caractère possède une importance systématique. Voici les résultats que j'ai obtenus à ces différents points de vue.

1. — CARACTÈRES DES TUBES CRIBLÉS.

Les tubes criblés ne peuvent être recherchés sur des coupes non colorées. En effet, on ne peut guère alors les distinguer

(1) Beiträge zur Kenntn. der Bastfas. der Th. (*Österr. bot. Zeitschr.*, p. 151 et 228, 1902).

(2) Rech. sur la struct. comp. du bois sec. dans les Apétales (*Ann. Sc. Nat.*, 1893, p. 83-91).

(3) GAUCHER, Rech. anat. sur les Euph. (*Ann. Sc. Nat.*, 1902).

des cellules de parenchyme, et les cals ne se voient pas au sein des liquides où sont plongées les coupes pour l'examen.

Par contre, les cribles deviennent faciles à observer après coloration de la callose par les bleus solubles (1), la delta-purpurine ou la rosazurine. Les cals en particulier sont vivement colorés.

La longueur des articles varie un peu suivant leur distance du sommet végétatif. Dans les petites branches d'un diamètre de 6 à 7 millimètres, elle est comprise en moyenne entre 120 μ et 200 μ . Elle est un peu moindre chez le genre *Octolepis*. Le diamètre des tubes criblés oscille autour de 15 μ (5 μ chez l'*Octolepis Casearia* Oliv.).

Dans les très jeunes rameaux, les articles de tubes criblés ont généralement un seul crible sur leurs cloisons terminales. Au contraire, dans les rameaux plus âgés, les articles ont de trois à quatre cribles. Les cloisons latérales portent aussi des cribles qui font communiquer le tube criblé avec les cellules voisines. Ces cribles sont disposés en plages, par 2 ou 3 (parfois davantage).

Les cellules compagnes sont effilées aux deux bouts, un peu moins longues que les articles correspondants, et plus étroites (diamètre 5 μ).

En coupe longitudinale, on voit que les tubes criblés ne sont pas constitués d'une seule file de cellules, mais ramifiés et anastomosés.

2. — FIBRES.

Les procédés employés pour mesurer les fibres ne permettent pas de séparer celles du péricycle de celles du liber (macération de Schultze par exemple). Les dimensions mesurées concernent donc l'ensemble des fibres libériennes et péricycliques.

On sait que les fibres de plusieurs espèces de la famille sont utilisées par l'industrie : ainsi l'*Edgeworthia papyrifera* est employé au Japon à la fabrication du papier ; divers

(1) MANGIN, Observ. sur la membr. cellulos. (C. R. Ac. Sc., 1891). — Sur les réact. col. des subst. fond. de la membrane (*ibid.*, 1890).

Daphne, *Lagetta* et *Wikstrœmia* ont un emploi analogue. Les fibres d'espèces non utilisées actuellement peuvent avoir les mêmes qualités. Il y a donc intérêt à les étudier.

Je n'ai pas fait d'essais sur la ténacité des fibres ; j'ai seulement mesuré leurs dimensions, en les classant en deux catégories suivant qu'elles sont cellulosiques ou plus ou moins lignifiées.

Quant à la forme de ces fibres, mes observations confirment celles de Jencic (*loc. cit.*). Il existe souvent des excroissances ou des ramifications latérales (*Daphne Gnidium*, *Struthiola striata*, *Linostoma*...). En outre, une fibre peut présenter des étranglements et des dilatations, le diamètre variant de 7 à 20 μ par exemple (*Peddiea africana*...). La phloroglucine chlorhydrique produit une coloration rose de la zone interne de la membrane, qui est donc seule lignifiée.

Par places, la membrane s'épaissit en dedans, ce qui produit un rétrécissement de la lumière. Les deux bouts des fibres sont, suivant les espèces, pointus ou spatulés.

1. — *Fibres cellulosiques.*

Nature des fibres.	Longueur en μ			Diamètre en μ		
	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.
<i>Daphne cannabina</i> Wall.....	9 000	5 000	8 000	30	15	25
<i>Thymelæa dioica</i> L.....	3 500	2 000	2 800	20	8	15
<i>Wikstrœmia indica</i> Mey.....	6 000	3 000	4 400	15	9	12
<i>Linodendron Lagetta</i> Griseb.....	3 500	1 800	2 560	60	10	var.
<i>Funifera utilis</i> Leandr.....	5 000	2 300	3 800	24	15	20
<i>Dais cotinifolia</i> L.....	3 500	2 800	3 100	15	10	12
<i>Pimelea flava</i> R. Br.....	4 000	2 500	3 300	10	6	8
<i>Dicranolepis vestita</i> Engl.....	2 500	2 100	2 400	24	16	20

2. — *Fibres plus ou moins lignifiées.*

<i>Daphne Gnidium</i> L.....	4 000	1 500	2 500	24	13	17
<i>Edgeworthia Gardneri</i> (Wall.) Meisn...	5 500	3 300	4 500	22	12	16
<i>Rhamnoneuron Balansæ</i> (Drake) Gilg..	6 500	2 800	4 800	18	8	12
<i>Lasiadenia rupestris</i> Benth.....	3 200	2 200	2 800	12	6	10
<i>Daphnopsis tinifolia</i> (Sw.) Meisn.....	4 000	1 900	3 000	18	8	12
<i>Hyptiodaphne crassifolia</i> (Poir.) Urban.	5 500	2 000	4 000	12	6	8
<i>Lachnæa macrantha</i> Meisn.....	5 500	3 000	4 300	24	15	19
<i>Diarthron linifolium</i> Turcz.....	9 000	7 500	8 600	28	8	20
<i>Gnidia penicillata</i> Licht.....	3 000	1 200	2 075	15	6	8

<i>Struthiola striata</i> Lamk.....	3 500	2 100	2 790	18	12	14
<i>Linostoma decandrum</i> Wall.....	3 000	1 500	2 250	16	8	12
<i>Synaptolepis Kirkii</i> Oliv.....	6 000	3 200	5 000	8	3	6
<i>Drapetes muscosus</i> Lamk.....	1 500	1 000	1 250	10	5	7
<i>Phaleria Cumingii</i> Villar.....	7 000	1 500	4 550	24	10	16
<i>Peddiea africana</i> Harv.....	4 200	2 200	3 300	24	10	16
<i>Gyrinopsis acuminata</i> Merr.....	4 000	2 100	2 900	20	8	12
<i>Aquilaria Agallocha</i> Roxb.....	4 000	2 600	3 300	24	15	18,5

3. — DISTRIBUTION DES VAISSEAUX DANS LE BOIS.

Van Tieghem (*loc. cit.*) et Supprian (*loc. cit.*) ont décrit chez un grand nombre d'espèces les vaisseaux, les fibres et les rayons du bois. Mais ils ne se sont pas occupés du « plan ligneux », ou de la disposition relative des divers éléments du bois, dans l'épaisseur de ce dernier ; celle-ci n'a été étudiée que chez dix espèces de la famille, par Houlbert (*loc. cit.*).

J'ai pu observer cette disposition chez un nombre d'espèces beaucoup plus grand, de façon à vérifier si elle se maintenait semblable chez tous les genres d'un même groupe. Je dois signaler, toutefois, que la plupart des rameaux que j'ai pu étudier étaient jeunes (0,5 à 1 centimètre de diamètre) ; les rameaux plus âgés que j'ai observés se sont montrés peu différents des précédents, au point de vue qui nous occupe.

Cette étude permet de distinguer trois groupes d'après la disposition des vaisseaux, qui peuvent être : isolés ou en petits groupes de 2 ou 3 ; en files radiales ; en files tangentielles. Voici la répartition des tribus et des genres entre ces trois groupes :

a. — Vaisseaux isolés ou par groupes de 2 ou 3.

Aquilarioideæ : *Gyrinops* ; *Thymelæoideæ* : *Gnidieæ*, *Dicranolepideæ*, *Daphneæ* [*Lagettinæ*, *Daphninæ* (*Craterosiphon*), *Cryptadeniinæ* (parfois quelques vaisseaux en files tangentielles), *Passerininæ* (exceptionnellement quelques vaisseaux en files radiales)].

b. — Vaisseaux tendant à se disposer en files radiales.

Aquilarioideæ : *Gyrinopsis*, *Aquilaria* ; *Phalerioideæ* ;
Thymelæoideæ : *Daphneæ* [*Wikstrœmiinæ*, *Daphninæ*
 (*Daphne*, *Rhamnoneuron*, *Edgeworthia*)] ; *Pimeleæ*.

*c. — Vaisseaux tendant à se disposer
 en files tangentielles.*

Thymelæoideæ : *Daphneæ* [*Daphninæ* (*Thymelæa*, *Pentathymelæa*, *Dirca*)].

Les genres *Eriosolena* et *Ovidia* présentent à la fois des files radiales et des files tangentielles.

Il n'a pas été question, dans l'énumération précédente, des *Octolepidoideæ* ni des *Drapetoideæ*. En effet, ces deux sous-familles, formées chacune d'un seul genre, présentent des caractères particuliers, qui les distinguent nettement du reste de la famille.

Le bois secondaire des *Octolepis* présente des couches concentriques formées les unes de fibres, les autres de trachéides et de vaisseaux. On voit, en outre, sur les coupes tangentielles, que les rayons du bois sont particulièrement larges par rapport à leur longueur.

Le bois secondaire des *Drapetes* se distingue en coupe transversale par son aspect uniforme, les fibres différant peu des trachéides.

En résumé, la distribution des vaisseaux dans le bois est semblable chez les genres d'une même tribu, au moins en général. Les *Daphneæ*, tribu hétérogène, n'obéissent pas à cette règle, mais on remarque que, dans chacun des groupes précédents, ce sont des genres voisins de cette tribu qui se trouvent réunis.

La distribution des vaisseaux dans le bois secondaire est donc, chez les Thymélacées, un caractère assez constant et important.

FAISCEAUX VASCULAIRES CIRCUMMÉDULLAIRES OU INTRALIGNEUX

1. — HISTORIQUE.

On sait depuis longtemps que, chez toutes les Thyméléacées, sauf les *Drapetes* et les *Octolepis*, on trouve, sur le pourtour de la moelle de la tige, des faisceaux formés d'éléments de faible diamètre. Les auteurs ont considéré ces faisceaux comme libériens, dès qu'ils ont constaté à leurs côtés la présence de fibres.

Ils leur ont donc donné le nom de « liber interne », mais les travaux ne donnent jamais la forme et la disposition des cribles. On peut, par suite, se demander si des éléments criblés, les seuls qui caractérisent spécialement le liber, existent vraiment dans les faisceaux intraligneux.

Les travaux de Van Tieghem (1), de Supprian (*loc. cit.*) et de Solereder (*loc. cit.*) décrivent le « liber interne » comme présentant une épaisseur variable suivant les genres et comme étant accompagné de fibres, sur son bord interne, et parfois à son intérieur.

Ainsi chez les *Daphne* on voit, d'après Van Tieghem, « des faisceaux arrondis de tubes criblés, en cercle dans la zone périphérique de la moelle, et en correspondance avec les faisceaux libéro-ligneux réparateurs. Contre leur bord interne est un paquet de fibres étroites et non lignifiées, pareilles aux fibres péricycliques ».

« Les faisceaux libéro-ligneux destinés aux feuilles n'ont pas de tubes criblés en dedans d'eux. Entre les faisceaux criblés circummédullaires et les vaisseaux internes de bois primaire des faisceaux réparateurs, une assise génératrice produit vers l'intérieur de nouveaux tubes criblés. »

(1) *Loc. cit.*, et Struct. et aff. des Th. (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1893, p. 65-78).

Les faisceaux intraligneux existent, chez un grand nombre de genres, non seulement dans la tige, mais aussi dans la feuille. Ces genres sont les suivants, d'après les travaux de Lamounette (1) et de Van Tieghem (*loc. cit.*) :

Eriosolena, *Daphnopsis*, *Lasiadenia*, *Edgeworthia*, *Wikstræmia*, *Funifera*, *Lagetta*, *Lophostoma*, *Enkleia*, *Synaptolepis*, *Stephanodaphne*, *Linodendron*, *Phaleria* (incl. *Leucosmia*), *Aquilaria*, *Gyrinops*, *Gyrinopsis*.

Il faut leur ajouter, d'après Solereder (*loc. cit.*), le genre *Brachythalamus* Gilg.

La question du raccordement entre les faisceaux intraligneux de la tige et de la feuille n'a été étudiée que chez le genre *Daphne*, et d'ailleurs avec des résultats contradictoires. Selon Lamounette (1), ces faisceaux ne sortiraient jamais de la région médullaire ; selon Col (2), au contraire, ils traverseraient le bois par la trouée foliaire et iraient rejoindre les bords externes de la méristèle. Il était important d'éclaircir ce point, non seulement chez les espèces déjà étudiées, mais chez tous les genres à feuille dépourvue de liber interne. Par suite de l'existence de faisceaux criblés internes dans la tige seule, Lamounette croyait pouvoir affirmer que ces faisceaux étaient d'origine médullaire ; si nous constatons qu'ils font suite à des faisceaux situés normalement, l'affirmation de Lamounette devient insoutenable.

Enfin, la région circummédullaire des rameaux montre aussi, chez certaines Thyméléacées, des fascicules ligneux séparés du reste du bois. D'après M. Van Tieghem, il existerait même des « faisceaux libéro-ligneux circummédullaires et inverses ». J'ai cru devoir suivre ces faisceaux, non seulement sur des coupes transversales, mais sur des coupes longitudinales, et j'ai pu préciser ainsi leur nature, différente de celle admise par M. Van Tieghem, et leurs caractères.

(1) Rech. sur l'origine du liber interne (*Ann. Sc. Nat.*, 7^e sér., t. XI, p. 274, 1890).

(2) Sur la disp. des faisceaux dans la tige et les f. de quelques Dic. (*Ann. Sc. Nat.*, 8^e sér., XX, p. 160, 1904).

2. — FAISCEAUX LIBÉRIENS INTRALIGNEUX.

a. — *Nature des faisceaux intraligneux.*

Sur les coupes transversales, les faisceaux intraligneux se distinguent à première vue par la petite taille de leurs éléments et par la présence de fibres.

Il est plus difficile d'apercevoir les cribles des vaisseaux du liber. Pour trancher définitivement cette question, sur laquelle les auteurs paraissent si peu affirmatifs, il était nécessaire de mettre les cribles en évidence par une coloration spéciale.

J'ai utilisé, comme pour le liber normal, la méthode indiquée par M. Mangin (*loc. cit.*), pour la coloration de la callose. Même quand les cribles ne sont pas entièrement bouchés par des cals, ils se colorent légèrement par les bleus solubles, de sorte qu'on peut les distinguer.

Il résulte de cette étude que les faisceaux intraligneux sont bien des faisceaux libériens. Ils forment donc une partie, — souvent importante, — de l'appareil conducteur de la sève élaborée.

Bien entendu, les genres *Drapetes* et *Octolepis* sont dépourvus de ces faisceaux.

b. — *Caractères des faisceaux libériens intraligneux.***Axes.**

Je considérerai successivement les rameaux feuillés ordinaires et les pédoncules floraux.

a. RAMEAUX. — Dans les rameaux jeunes, les faisceaux intraligneux sont toujours nettement délimités et en nombre défini. Au cours de l'accroissement, des modifications se produisent, chez la plupart des espèces. J'ai étudié un grand nombre de coupes, dans le but de rechercher la valeur taxonomique des caractères du liber interne. Ces coupes ont été faites dans des rameaux de 0^{cm},5 à 1 centimètre de diamètre.

Coupes longitudinales. — La course des faisceaux intraligneux est généralement rectiligne.

Elle est sinueuse chez quelques espèces (*Craterosiphon Klaineum*, *Lasiadenia rupestris*, *Gyrinopsis Cumingiana*, *Wikstrœmia indica*, *Rhamnoneuron Balansæ*, etc.). Ces espèces n'appartiennent pas à un groupement particulier.

Coupes transversales. — 1^o Espèce où les faisceaux intraligneux ne sont pas disposés régulièrement sur un cercle : *Thymelæa elliptica*.

2^o Espèces montrant des faisceaux bien délimités : *Gyrinopsis citrinæcarpa*, *Phaleria ambigua*, *P. Neumannii*, *Gnidia* (*Arthrosolen*) *gymnostachya*, *G. transvaalensis*, *Struthiola erecta*, *S. longiflora*, *S. lucens*, *S. ovata*, *Craterosiphon Klaineum*, *Hyptiodaphne crassifolia*, *Thymelæa dioica*, *T. Passerina*, *Pentathymelæa thibetensis*, *Daphne Laureola*, *Cryptadenia brevifolia*, *Lachnæa purpurea*, *Pimelea flava*, *P. imbricata*...

3^o Espèces à faisceaux irrégulièrement anastomosés : *Aquilaria apiculata*, *A. malaccensis*, *A. microcarpa*, *A. Baillonii*, *A. Agallocha*, *Gyrinopsis acuminata*, *G. urdanetensis*, *Gyrinops Walla*, *Phaleria platyphylla*, *P. ambigua* (certains rameaux), *P. Perrotetiana*, *P. octandra*, *Peddiea africana*, *Gnidia calocephala*, *G. tomentosa*, *G. sericea*, *G. pinifolia*, *G. eriocephala*, *G. microphylla*, *Struthiola striata*, *Lophostoma calophylloides*, *Daphnopsis longifolia*, *Daphne Gnidium*, *D. Mezereum*, *D. oleoides*, *Ovidia Pillo-Pillo*, *Cryptadenia grandiflora*, *Stellera Fargesii*...

4^o Espèces à liber intraligneux formant un anneau continu : *Dicranolepis vestita*, *Linostoma persimile*, *L. Thorelii*, *Wikstrœmia indica*, *W. canescens*, *Lasiadenia rupestris*, *Daphnopsis tinifolia*, *Rhamnoneuron Balansæ*, *Lachnæa macrantha*, *L. diosmoides*, *L. densiflora*, *Passerina filiformis*, *Chymococca empetroides*, *Diarthron linifolium*, *Stellera cincinnata*, *Dais cotinifolia*...

5^o Espèces à liber intraligneux formant un anneau continu et fortement épaissi : *Aquilaria crassna*, *Gyrinopsis Cumingiana*, *G. brachyantha*, *Peddiea Dregei*, *P. parviflora*, *Gnidia imbricata*, *G. involucrata*, *G. juniperifolia*, *G. humilis*, *G.*

macropetala, *Linostoma scandens* var. *Cambodiana* et *oblongifolia*, *L. decandrum*, *Synaptolepis Kirkii*, *Lagetta lintearia*, *Linodendron Lagetta*, *Funifera utilis*, *Eriosolena pendula*, *Edgeworthia Gardneri*, *Dirca palustris*...

Conclusion. — Pour l'ensemble de la famille, la disposition du liber intraligneux dans chaque genre n'est pas assez nettement définie pour constituer un caractère taxonomique important.

Cependant, cette disposition se maintient parfois semblable chez les diverses espèces d'un même genre : ainsi, les faisceaux circummédullaires des *Pimelea* sont toujours nettement isolés. On peut penser, il est vrai, que ce caractère est dû au faible développement en épaisseur de ces plantes, qui sont frutescentes, suffrutescentes ou herbacées.

De même, les plantes de la sous-tribu des *Passerininæ* présentent toutes un anneau mince et continu de liber intraligneux.

En résumé, les différents types de disposition du liber intraligneux ne sont pas nettement tranchés, et les rameaux de la même plante peuvent passer par des types différents, au cours de leur épaississement.

Éléments du liber intraligneux. — *Tubes criblés.* — Ils sont assez nombreux. Les articles portent des cribles terminaux et latéraux. Leur diamètre est, en moyenne, de 7 μ . Il varie de 4-5 μ (diverses espèces) à 10 μ (espèces de *Linostoma* et *Lophostoma*). Leur longueur est en moyenne de 70 μ (125 μ chez certains *Aquilaria*).

Cellules compagnes. — Ce sont des cellules effilées aux deux bouts, de très faible diamètre (2 μ), qui sont accolées aux articles des tubes criblés.

Parenchyme. — Les cellules du parenchyme voisin des tubes criblés ont la même longueur que les articles de ceux-ci. Leur diamètre est en moyenne de 10 μ .

Fibres. — Au point de vue des fibres du liber intraligneux, on peut diviser les espèces de la famille en plusieurs catégories :

1^o Espèces dépourvues de fibres : *Lophostoma calophylloides*, *Wikstrœmia canescens*, *Thymelæa elliptica*, div. *Passerina*, *Pentathymelæa*, *Chymococca empetroides*, *Diarthron*

linifolium, *Stellera circinata* (pas toujours), *Dais cotinifolia*, *Pimelea flava*, *P. imbricata*...

2^o Espèces ayant des fibres d'une seule taille, lignifiées : *Aquilaria crassna*, *Gyrinopsis urdanetensis*, *G. brachyantha*, *G. acuminata*, *Gyrinops Walla*, *Phaleria Neumannii*, *P. Perrotetiana*, *P. laurifolia*, *Peddiea Dregei*, *P. parviflora*, *P. africana*, *Gnidia gymnostachya*, *G. imbricata*, *G. involucrata*, *G. juniperifolia*, *G. pinifolia*, *G. macropetala*, *Struthiola striata*, *S. erecta*, *Linostoma Thorelii*, *L. decandrum*, *Synaptolepis Kirkii*, *Lagetta lintearia*, *Wikstræmia indica*, *Linodendron Lagetta*, *Daphnopsis longifolia*, *D. tinifolia*, *Hyptiodaphne crassifolia*, *Funifera utilis*, *Rhamnoneuron Balansæ*, *Daphne oleoides*, *Eriosolena montana*, *Edgeworthia Gardneri*, *Lachnæa macrantha*, *L. diosmoides*, *L. densiflora*, *Passerina filiformis*...

3^o Espèces ayant des fibres d'une seule taille et non lignifiées : *Gyrinopsis Cumingiana*, *Phaleria amboinensis*, *Gnidia calocephala*, *G. pubescens*, *G. transvaalensis*, *G. sericea*, *G. humilis*, *G. eriocephala*, *G. microphylla*, *Struthiola lucens*, *S. longiflora*, *S. ovata*, *Thymelæa dioica*, *Daphne Mezereum*, *D. Laureola*, *Ovidia Pillo-Pillo*, *Cryptadenia brevifolia*, *C. grandiflora*, *Lachnæa purpurea*, *Stellera Fargesii*.

4^o Espèces ayant des fibres de deux tailles différentes : Chez ces espèces, les fibres les plus internes, situées au contact de la moelle et qui font pendant à celles du péricycle, ont un diamètre plus fort et des parois plus épaisses que les autres, situées au milieu du tissu criblé.

Les premières sont toujours lignifiées ; quant aux secondes, elles sont lignifiées chez certaines espèces (*Craterosiphon Klaineum*, *Lasiadenia rupestris*, *Daphne Gnidium*) et non chez les autres (*Aquilaria apiculata*, *A. malaccensis*, *A. Bailonii*, *Gyrinopsis citrinæcarpa*, *Phaleria platyphylla*, *P. ambigua*, *Dicranolepis vestita*, *Linostoma scandens*, var. *Cambodiana*, *L. persimile*, *Dirca palustris*).

Valeur taxonomique des caractères des fibres circummédullaires. — Les caractères des fibres circummédullaires sont peu importants au point de vue taxonomique, comme le montrent les listes précédentes. Toutefois ils ne sont pas distribués purement au hasard. Chez plusieurs genres, on voit

par exemple que toutes les espèces étudiées sont dépourvues de fibres circummédullaires (*Pimelea*, plusieurs *Passerininæ*).

Cette étude montre aussi qu'il n'y a pas de connexions entre certains caractères de ces fibres (par exemple la lignification) et le climat.

Comparaison entre les fibres extraligneuses et intraligneuses.

— Chez la plupart des espèces, les fibres circummédullaires ressemblent aux fibres extraligneuses et se colorent de la même façon par le vert d'iode.

Toutefois, certaines espèces présentent des fibres externes cellulósiques et des fibres circummédullaires prenant fortement le vert d'iode (*Wikstroemia indica*, *Linodendron Lagetta*, *Funifera utilis*).

Les espèces dépourvues de fibres circummédullaires comprennent à la fois des plantes à fibres externes lignifiées (*Diarthron linifolium*) et des plantes à fibres externes cellulósiques (*Dais cotinifolia*, *Pimelea flava*).

b. PÉDONCULES. — Présence du liber intraligneux dans les pédoncules floraux. — Chez de nombreuses plantes de la famille, les fleurs sont portées par des rameaux particuliers, ou pédoncules, sur lesquels s'attachent les pédicelles. Chez toutes les espèces étudiées, on rencontre du liber intraligneux dans le pédoncule. (Ces espèces appartiennent, bien entendu, aux genres présentant du liber intraligneux dans les rameaux.)

Disposition du liber intraligneux dans les pédoncules. — Comme dans les rameaux, le liber intraligneux forme, dans les pédoncules, soit des faisceaux isolés disposés en cercle, au bord externe de la moelle (*Linostoma scandens*, *Lachnæa densiflora*, *Wikstroemia indica*...), soit un anneau plus ou moins continu (*Gnidia imbricata*, *Wikstroemia canescens*...).

Dans certains cas, les faisceaux vasculaires des pédoncules sont concentriques ; le bois est entouré, de tous côtés, par du liber ; le liber intraligneux et le liber extraligneux de chaque faisceau sont alors soudés en un anneau continu (*Pimelea flava*, *Linodendron Lagetta*...).

Éléments du liber intraligneux dans les pédoncules. — Le

liber intraligneux renferme dans les pédoncules, comme dans les rameaux, des tubes criblés, du parenchyme et quelquefois des fibres. Il arrive fréquemment que, dans une espèce donnée, on rencontre des fibres dans le liber intraligneux des rameaux, mais pas dans celui des pédoncules (espèces d'*Aquilaria*).

Pour résumer en quelques mots les caractères du liber intraligneux dans les pédoncules floraux, on peut donc dire : ces caractères sont les mêmes que dans les rameaux *jeunes* de la même espèce, dont les pédoncules ont d'ailleurs le diamètre.

Feuilles.

La présence de faisceaux de liber en dedans du bois est un caractère qui frappe moins dans la feuille que dans la tige. En effet, il n'est pas rare de trouver les faisceaux vasculaires disposés en anneau, dans le pétiole des Dicotylédones ; et, dans ce cas, le liber d'une partie des faisceaux est bien tourné vers la face supérieure de la feuille. Il est moins fréquent de rencontrer des faisceaux libériens à l'intérieur de l'anneau de bois ; c'est à ces derniers que M. Van Tieghem donne le nom de « faisceaux péri-desmiques ».

Chez les Thyméléacées, on rencontre des faisceaux péri-desmiques chez une partie seulement des genres, d'après les travaux déjà cités de Van Tieghem et de Supprian.

En comparant la classification des Thyméléacées, établie par Gilg, d'après les caractères morphologiques externes, avec la division des mêmes plantes en deux groupes, suivant qu'elles ont ou n'ont pas de faisceaux péri-desmiques dans la feuille, on arrive à la répartition suivante :

1° Des faisceaux péri-desmiques dans la feuille :

THYMELÆOIDEÆ.

Dicranolepideæ-Linostomatinaæ, sauf le genre *Linostoma*.

Dicranolepideæ-Synaptolepidinaæ.

Daphneæ-Daphninaæ : les genres *Edgeworthia*, *Eriosolena* et *Rhamnoneuron*.

Daphnæ-Wikstræmiinæ.

Daphnæ-Lagettinæ.

PHALERIOIDEÆ.

Le genre *Phaleria*, sauf le *P. coccinea* (ancien genre *Pseudais*).

AQUILARIOIDEÆ.

Toute la sous-famille.

2° Pas de faisceaux péridesmiques dans la feuille :

THYMELÆOIDEÆ.

Gnidiæ.

Dicranolepideæ-Dicranolepidinæ.

Dicranolepideæ-Linostomatinæ : le genre *Linostoma*.

Daphnæ-Cryptadeniinæ.

Daphnæ-Passeriniinæ.

Daphnæ-Daphninæ : genres *Daphne*, *Ovidia*, *Thymelæa*, *Dirca*, *Pentathymelæa*.

Schœnobibleæ.

Pimeleæ.

PHALERIOIDEÆ.

Le genre *Peddica* et l'espèce *Phaleria coccinea*.

OCTOLEPIDOIDEÆ.

DRAPETOIDEÆ.

On voit que le caractère que nous étudions est très important et que deux genres qui diffèrent l'un de l'autre à ce point de vue sont presque toujours séparés aussi par leurs caractères morphologiques externes.

Toutefois, on pourrait croire que les « faisceaux péridesmiques » de la feuille présentent une disposition constante dans tous les genres où on les rencontre ; or, il n'en est rien, et c'est pourquoi je crois devoir entrer dans plus de détails pour leur description, en passant en revue les diverses tribus et signalant les dispositions intéressantes.

Dicranolepideæ-Dicranolepidinæ. — Chez les *Dicranolepis*,

la méristèle se ferme en anneau dans le limbe, sur une certaine longueur. Il y a donc à cet endroit du liber et des fibres vers la face supérieure de la feuille, mais non à l'intérieur de l'anneau.

Linostomatinæ. — On observe dans le genre *Linostoma* une structure tout à fait analogue.

Daphnæ-Cryptadeniinæ. — Chez le genre *Lachnæa*, les bords externes du liber tendent à se rapprocher l'un de l'autre en entourant le bois ; on a donc ici encore du liber supérieur dans une partie de la nervure médiane.

Passerininæ. — Chez le genre *Dais*, le bois de la nervure médiane est complètement entouré par le liber. Cette structure est parfois limitée au pétiole.

Daphninæ. — On observe une structure analogue à la précédente chez l'*Ovidia Pillo-Pillo*.

Chez l'*Edgeworthia Gardneri*, les bords de l'arc libérien tendent à se rapprocher par-dessus le bois, dans le pétiole. En outre, il existe au-dessus du bois, dans la nervure médiane, deux petits faisceaux libériens accompagnés de fibres.

Le *Dirca palustris* présente une structure presque analogue. Mais les deux faisceaux intraligneux montrent aussi un ou deux vaisseaux de bois. Cette plante doit donc être classée plutôt parmi celles qui présentent du liber au-dessus du bois, dans la feuille.

Le *Rhamnoneuron Balansæ* présente du liber interne, tout le long du pétiole et de la nervure principale.

Wikstræmiinæ. — Chez les genres *Daphnopsis*, *Hyptiodaphne* et *Funifera*, la méristèle dans le pétiole est incurvée et accompagnée de liber supérieur. Dans le limbe, elle se ferme complètement en anneau ; on a donc là, à la fois, du liber supérieur et du liber interne. Cette structure n'existe que dans la nervure médiane. J'ai pu apercevoir des fascicules libériens (extraligneux), des nervures secondaires, traversant l'anneau ligneux et venant se placer à son intérieur.

PHALERIOIDEÆ. — Dans le genre *Phaleria*, la marche des faisceaux vasculaires dans le pétiole et la nervure médiane est tout à fait compliquée et mérite bien d'être décrite. En

outre, on observe plusieurs degrés de complication chez les différentes espèces.

Chez le *P. Billardieri*, les faisceaux de la nervure principale sont simplement disposés sur un arc.

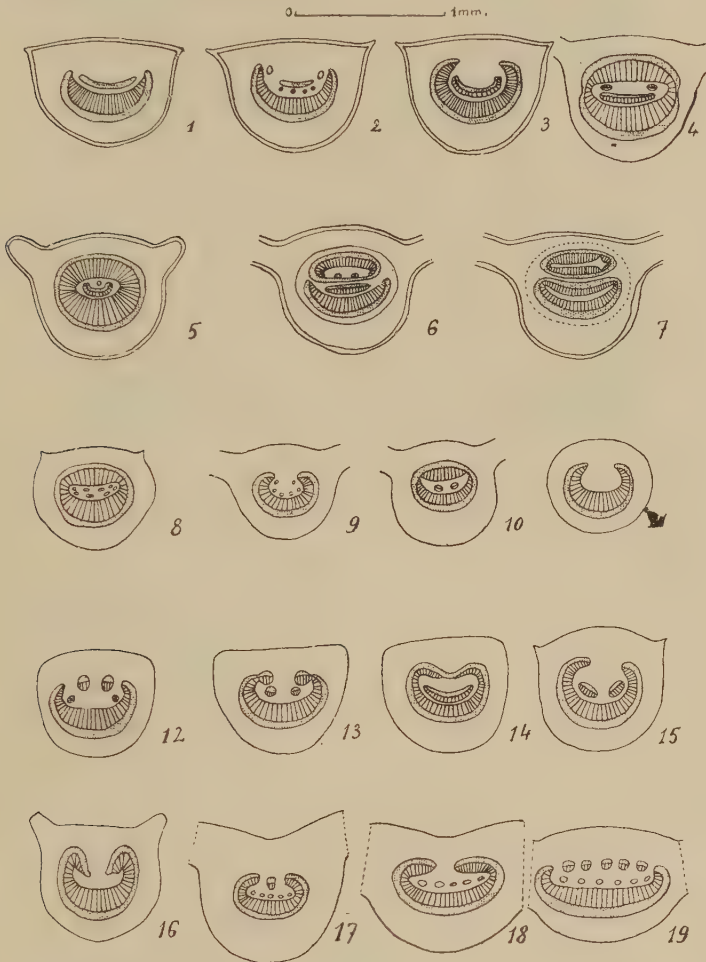


Fig. 5. — Variations de la méristèle chez les diverses espèces de *Phaleria*. — 1 à 7, *P. platyphylla*, série de coupes à 2 ou 3 millimètres de distance, de la base du pétiole au milieu du limbe : b., bois ; l., liber ; 8 et 9, *P. Neumannii* ; 10, *P. Cumingii* (limbe) ; 11 à 16, *P. ambigua* (pétiole) ; 17 à 19, *P. (Leucosmia) ovata*.

Chez les *P. Cumingii* et *P. octandra*, ils se disposent d'abord sur un anneau fermé, le liber vers l'extérieur. A l'intérieur de cet anneau court une rangée de faisceaux vasculaires, qui ont le liber en dessus. A certains niveaux, ces faisceaux

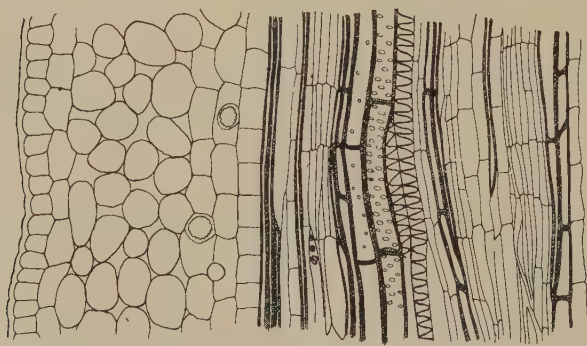
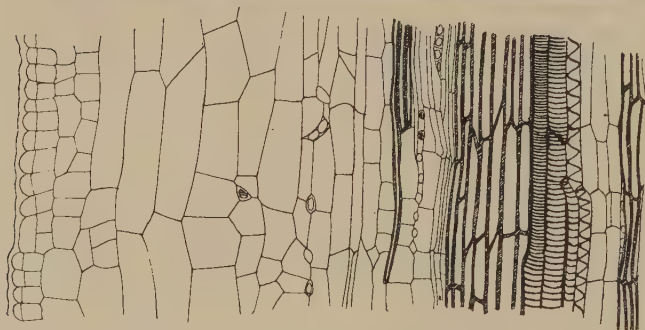
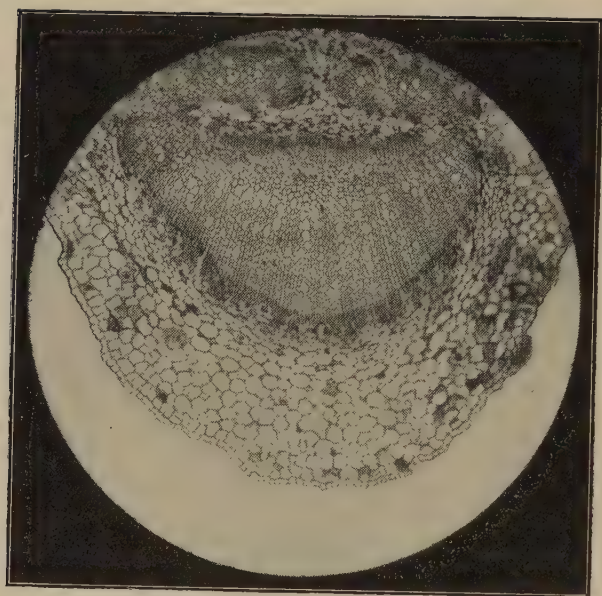


Fig. 6. — Structure de la méristèle chez le *Phaleria Cumingii*. — 1, photo d'une coupe transv. du limbe. Gr. $\times 40$; 2 et 3, coupes long. de la nervure principale: 2, côté supérieur; 3, côté inférieur. (La lame libéro-ligneuse médiane ne comprend pas de vaisseaux annelés et spiralés.)

internes se groupent sur un anneau, avec le liber en dedans. Cela fait alors deux anneaux concentriques et inverses.

Chez les *P. platyphylla*, *P. Perrotetiana* et *P. ambigua*, on observe une disposition presque analogue.

Au contraire, les *P. laurifolia*, *P. ovata*, *P. Neumannii* et *P. amboinensis* présentent des dispositions un peu moins compliquées de l'appareil vasculaire de la feuille.

Chez le genre *Gonystylus*, qui se rapproche des Thyméléacées par beaucoup de caractères, la disposition des faisceaux vasculaires dans la feuille est presque exactement semblable à celle des *Phaleria Cumingii* et *P. octandra*. Je signale ce fait en passant, parce

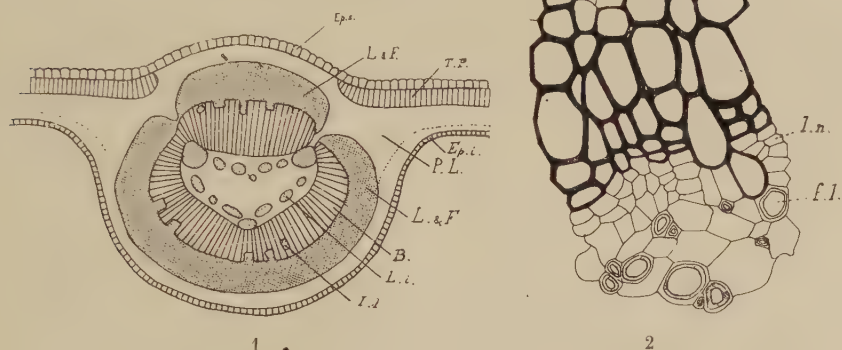


Fig. 7. — Structure de la méristèle chez les *Aquilarioideæ*. — 1, *Gyrinopsis Cumingiana*. Coupe transv. du limbe (schéma) : *Ep. s.*, épiderme supérieur ; *L. et F.*, liber et fibres ; *T. P.*, tissu en palissade ; *Ep. i.*, épiderme inférieur ; *P. L.*, parenchyme lacuneux ; *B.*, bois ; *L. i.*, tissu criblé interne ; *I. l.*, filot de liber inclus dans la masse lignifiée, par suite de la lignification du parenchyme qui l'entourait. — 2, *Gyrinops Walla*. Coupe transv. de l'anneau libéro-ligneux de la nervure principale (arc inférieur) : *f. c.*, fibres internes ; *l. c.*, liber interne ; *l. n.*, liber normal ; *f. l.*, fibres libériennes.

que ce genre *Gonystylus* a été considéré pendant longtemps, et avec d'assez bonnes raisons, comme une vraie Thyméléacée.

Chez le genre *Peddiea*, qui constitue avec les *Phaleria* la sous-famille des *Phalerioideæ*, le pétiole et le limbe ne renferment pas de « tubes périodesmiques », mais seulement des faisceaux disposés suivant un anneau.

AQUILARIOIDEÆ. — Chez ces plantes, la méristèle est toujours fermée en anneau dans la feuille, et l'on rencontre des faisceaux de liber disposés suivant un cercle à l'intérieur de l'anneau.

Conclusion de l'étude du liber intraligneux dans la feuille. — Au point de vue taxonomique, la présence de liber intraligneux dans la feuille mérite d'être considérée, chez les Thyméléacées, comme un caractère très important.

Cette importance est prouvée par le fait qu'elle se rencontre dans plusieurs tribus, chez tous les genres, et qu'il est exceptionnel de trouver deux plantes de la famille ne différant que par ce caractère.

Il faut donc admettre, avec Van Tieghem, que la présence ou l'absence du liber intraligneux dans la feuille est un caractère générique, ou tout au moins subgénérique.

Raccordement du liber intraligneux de la tige avec la feuille.

On a vu, dans les paragraphes précédents, qu'il existait du liber intraligneux chez presque tous les genres des Thyméléacées, dans la tige, et chez quelques-uns seulement, dans la feuille.

Si l'on considère les genres qui présentent ce tissu particulier dans les deux membres, tige et feuille, il paraît évident que les faisceaux libériens supérieurs de la feuille doivent se continuer directement par les faisceaux circummédullaires de la tige. Il reste néanmoins à le vérifier.

D'autre part, si l'on considère les genres qui présentent du liber intraligneux dans la tige et pas dans la feuille, on est amené à se demander où se rattache ce tissu. J'ai indiqué que le genre *Daphne* avait déjà été étudié, à ce point de vue, d'abord par M. Lamounette, puis par M. Col, et enfin par moi-même (1).

Pour répondre aux questions qui viennent d'être posées, il faut étudier l'anatomie de la région comprise entre l'attache de la feuille sur l'axe et le point de raccordement de la méristèle avec la stèle.

(1) Le liber interne chez les *Daphne* (Bull. Soc. Bot. Fr., 1928, p. 497).

Cette étude conduit à distinguer trois types principaux de structure, mais ces types subissent de légères modifications presque dans tous les genres. Ils sont représentés par les genres *Aquilaria*, *Daphne* et *Pimelea*.

1. — TYPE *Aquilaria*.

A ce type appartiennent tous les genres qui possèdent du liber intraligneux dans la tige et dans la feuille.

A la base du pétiole, la méristèle, fermée en anneau au-dessus, s'ouvre du côté interne.

Au-dessous de l'articulation foliaire, la méristèle est formée d'un arc libéro-ligneux d'environ 300°. Dans la gouttière que constitue cet arc, courent deux faisceaux de liber intraligneux, symétriques et aplatis, et souvent un petit faisceau ligneux central. La stèle de la tige est également ouverte à cette hauteur, en face de l'ouverture de l'arc de la méristèle.

Sur les coupes de niveaux inférieurs, on voit la méristèle se rapprocher de la stèle ; puis elles se soudent l'une à l'autre par leurs bords. Pendant ce temps, les faisceaux de liber interne de la méristèle se rapprochent de leurs congénères de la tige et prennent leur place dans la région circum-médullaire.

Dans la réalité, ce schéma est rendu un peu plus compliqué par la présence des faisceaux du bourgeon axillaire qui s'intercalent entre la méristèle et la stèle, et par la situation anormale du cambium dans la tige des *Aquilaria* (fig. 15, p. 195). Cette dernière question est étudiée dans un autre chapitre.

Quant au petit faisceau ligneux interne et impair dont j'ai signalé la présence, il se termine, dans les cas observés, sans se raccorder nulle part, au point d'attache de la méristèle sur la stèle.

2. — TYPE *Daphne*.

Les genres classés par Van Tieghem comme dépourvus de « tubes péridermiques » dans la feuille se rapprochent presque tous de ce type. Je décrirai des sommets de tiges de *Daphne Laureola* L.

L'articulation foliaire marque une région de faible différenciation, même chez les feuilles âgées. Elle constitue une limite nette entre la partie libre de la feuille et la « trace foliaire » qui est dans la tige. Au-dessous de l'articulation, on voit, de chaque côté de la méristèle, un petit faisceau libérien s'écarter des bords de l'arc libéro-ligneux ; ces deux faisceaux deviennent supérieurs et se rapprochent l'un de l'autre au-dessus de la méristèle.

Au-dessous, l'arc libéro-ligneux inférieur va rejoindre le bois et le liber externe de la tige ; les deux faisceaux libériens supérieurs pénètrent dans la région circummédullaire, à travers la « trouée foliaire ».

Chez quelques espèces de *Daphne* (*Gnidium*, *oleoides*) et d'autres genres appartenant à ce type, les deux faisceaux intraligneux de la trace foliaire se confondent en un seul avant de pénétrer à travers la stèle.

3. — TYPE *Pimelea*.

Ce dernier type est caractérisé par l'absence du liber intraligneux, non seulement dans la feuille, mais aussi dans la trace foliaire.

Si l'on examine des traces foliaires sur des coupes pratiquées à peu de distance du sommet végétatif chez une espèce du type précédent, il arrive souvent qu'on n'y aperçoive pas de faisceaux intraligneux ; cependant, si la coupe étudiée est pratiquée sous un nœud plus âgé, les faisceaux intraligneux sont nettement visibles. Leur différenciation a donc lieu quelque temps après celle des faisceaux normaux.

Mais, chez quelques espèces, appartenant aux genres *Struthiola*, *Gnidia* et *Pimelea*, on ne trouve pas de faisceaux intraligneux dans les traces foliaires, même assez loin du sommet végétatif. Pourtant, ces faisceaux existent nettement dans la tige (*Gnidia calocephala*, *Pimelea imbricata*...).

Les espèces qui présentent ce caractère particulier sont remarquables par la réduction de leurs feuilles. On voit qu'il y a également réduction des tissus vasculaires desservant ces feuilles.

Il importe de faire remarquer que le plus grand nombre des espèces de *Gnidia* et de *Struthiola* appartient, pour le caractère qui nous occupe, au type *Daphne*. Le troisième type est donc véritablement une exception.

Pour résumer en quelques mots les résultats de cette étude, on voit qu'on rencontre chez les Thyméléacées plusieurs degrés de différenciation des faisceaux libériens intraligneux :

- A. Faisceaux dans la tige, la trace foliaire et la feuille ;
- B. Faisceaux dans la tige et la trace foliaire ;
- C. Faisceaux dans la tige seule ;
- D. Pas de faisceaux (*Drapetes* et *Octolepis*).

Les deux premiers degrés sont de beaucoup les plus communs dans la famille.

Dans la catégorie B, la plus intéressante, les faisceaux intraligneux de la trace foliaire vont se raccorder aux bords externes de la méristèle, devenant ainsi normaux. L'articulation foliaire marque le niveau de ce changement de structure de la méristèle.

ORIGINE DU TISSU CIBLÉ INTRALIGNEUX

En étudiant le liber interne dans la tige, dans la feuille et entre ces deux membres de la plante, j'ai montré que ce tissu renfermait des tubes criblés nombreux ; quant à la course de ces faisceaux criblés internes, on a vu qu'elle dépendait de la structure de la feuille : quand cette dernière présente des faisceaux criblés supérieurs dans la nervure médiane, ils font suite aux faisceaux criblés internes de la tige ; dans le cas contraire, les faisceaux criblés internes de la tige sortent du cylindre libéro-ligneux par la trouée foliaire, en deux groupes qui vont se raccorder aux bords latéraux du liber de la méristèle, au niveau de l'articulation foliaire.

Connaissant la nature et la disposition topographique de ces faisceaux, il reste à rechercher comment ils apparaissent au cours de la différenciation des tissus, quelle est leur origine. Il sera particulièrement intéressant de comparer les origines des deux sortes de tissu criblé : celui qui est normal et extérieur au bois et celui qui est intérieur au bois.

N'étudiant qu'une seule famille, je ne ferai pas l'historique de tous les travaux concernant l'origine du liber interne chez les Angiospermes. Je rappellerai seulement les deux principales théories. La première, soutenue par de Bary (1), Weiss (2), Gérard (3), Scott et Brebner (4) et autres, admet l'existence de faisceaux *bicollatéraux* ; la seconde, adoptée par Hérail (5), Lamounette (*loc. cit.*) et quelques autres auteurs, affirme que le « liber interne » provient, dans la plupart des cas, de la différenciation de certaines cellules de la jeune moelle.

(1) Vergleichende Anatomie der veg. Org., Leipzig, 1877 (p. 351-352).

(2) Das markständige Gefässbündelsystem... (*Bot. Centr.*, t. XV, 1883).

(3) Rech. sur le pass. de la tige à la rac. (*Ann. Sc. Nat.*, 6^e sér., t. XI, 1881).

(4) On internal phloem... (*Ann. of Bot.*, t. V, 1891).

(5) Rech. sur l'anat. comp. de la tige des Dicot. (*Ann. Sc. Nat.*, 7^e sér., t. II, 1885).

Pour quelques autres botanistes, l'origine du tissu qui nous occupe n'est pas la même dans tous les cas, voire dans les différentes régions d'une même plante. Enfin, pour Baranetzky (1), la conception, due à Hanstein, de « couches embryonales » distinctes dans les sommets végétatifs n'a qu'une valeur relative ; dans ces conditions, il est inutile de rechercher si le liber interne provient de la moelle ou du procambium, ces deux tissus ne possédant pas d'individualité.

D'après un travail récent de M. Jean (2), la moelle de la tige diffère essentiellement de la zone vasculaire, chez les plantes étudiées par l'auteur. Ce dernier croit donc à la spécificité de certains groupes de cellules, au moins à un certain stade, et contrairement à l'opinion de Baranetzky. Pour lui, le « liber interne » se rattache étroitement au faisceau. Cela étant, il faut distinguer, dans la plantule, le tissu occupant l'axe du cylindre central à la base de l'hypocotyle (vasculaire) de celui qui l'occupe au sommet (médullaire).

L'étude de quelques plantules de Thyméléacées va permettre de voir quelle est, dans la famille que nous étudions, le mode d'apparition du tissu criblé interne, et quelle est la théorie à laquelle il nous faut donner la préférence.

Malheureusement, je n'ai pu obtenir de germinations avec les graines exotiques. J'étudierai donc seulement trois espèces indigènes : les *Daphne Laureola* L., *Daphne alpina* L. et *Thymelæa arvensis* Lam. [*T. Passerina* (L.) Coss. et Gren.].

1^o *Daphne Laureola* L.

a. — FAISCEAUX CORRESPONDANT AUX COTYLÉDONS.

Je décrirai successivement deux stades : l'un dans une plantule très jeune, l'autre dans une plantule un peu plus développée.

(1) Rech. sur les f. bicollat. (*Ann. Sc. Nat.*, 8^e sér., t. XII, 1900).

(2) Essai sur l'anat. comp. du liber int. (*Le Botaniste*, XVII, 1925).

Premier stade (cotylédons hypogés).

Radicule. — Une coupe transversale près de l'extrémité de la radicule montre le cylindre central entouré par un endoderme net, à cadres subérifiés. Il comprend quatre faisceaux alternes. Les deux faisceaux de liber sont largement étalés.

Plus haut on distingue quatre arcs générateurs situés de chaque côté des faisceaux ligneux, qu'ils séparent des premiers éléments du liber.

Puis les deux grands faisceaux libériens se divisent chacun en deux.

Axe hypocotylé. — A la base de l'axe hypocotylé, on distingue encore l'endoderme, mais ce dernier disparaît bientôt.

A ce niveau, le cylindre central montre une section elliptique. On y distingue deux systèmes, disposés symétriquement et formés chacun d'un faisceau ligneux centripète, alterne avec deux demi-faisceaux libériens. C'est ce que M. Chauveaud (1) appelle *convergent*. Les ébauches d'arcs générateurs se voient en dedans de chaque faisceau libérien.

Plus haut, ces arcs générateurs ont produit vers le dedans des éléments lignifiés, et l'on a ainsi quatre nouveaux faisceaux de bois.

D'autre part, il existe deux faisceaux libériens opposés l'un à l'autre et situés dans le plan qui sépare les deux cotylédons. Ces faisceaux forment le liber interne à ce niveau ; ils se terminent en pointe aveugle.

Enfin les vaisseaux externes des faisceaux ligneux primitifs sont à cette hauteur en voie de résorption.

Comme il n'y a pas de moelle, à ce stade où des faisceaux de liber interne sont déjà visibles, on voit que le liber interne ne peut prévenir d'une différenciation de cellules de la moelle, comme le croit M. Lamounette (*loc. cit.*).

A un niveau plus élevé, on distingue une moelle formée de cellules plus grandes que les autres et séparées par des méats.

Le faisceau ligneux primitif de chaque « convergent » est

presque entièrement résorbé. Alternant avec les convergents des cotylédons et en dehors du liber interne, qui est formé à cette hauteur de plusieurs faisceaux, on voit se différencier quelques éléments qui forment la base des faisceaux des premières feuilles.

Cotylédons. — La partie la plus inférieure des cotylédons forme une région moins différenciée que les autres, où l'on ne peut distinguer la marche des faisceaux.

Un peu plus haut, on aperçoit un faisceau central formé d'un grand faisceau libérien et de un à trois petits faisceaux de bois, et deux faisceaux latéraux, purement libériens.

Deuxième stade (cotylédons épigés).

Radicule. — Pour la structure de la radicule, ce stade diffère du précédent par la présence d'une assise génératrice continue ou presque continue en dedans des faisceaux de liber.

Axe hypocotylé. — *a.* Base. — Les « convergents » se sont adjoint des faisceaux ligneux produits par des arcs générateurs, en dedans de chaque demi-faisceau de liber. En outre, le plan intercotylédonaire est signalé par deux faisceaux opposés de liber (liber interne, dont la différenciation s'est étendue vers le bas). Chacun d'eux se dédouble un peu plus haut en deux branches qui s'éloignent l'une de l'autre.

Les vaisseaux externes du faisceau ligneux primitif sont déjà en voie de résorption à cette hauteur. Il n'y a pas encore de moelle.

Un peu plus haut, la moelle apparaît, et les faisceaux qui correspondent aux deux premières feuilles commencent à se différencier.

Les faisceaux ligneux primitifs sont presque entièrement résorbés, mais les faisceaux latéraux, en s'étendant l'un vers l'autre, vont occuper la place ainsi rendue vacante.

b. A la partie supérieure de l'axe hypocotylé (insertion des cotylédons) se trouve une zone peu différenciée. C'est à ce niveau que les faisceaux de liber interne deviennent latéraux, pour aller se placer dans les bords des cotylédons.

b. — FAISCEAUX CORRESPONDANT A LA PREMIÈRE FEUILLE.

Premier stade (cotylédons souterrains).

C'est à partir du tiers supérieur de l'axe hypocotylé que l'on commence à distinguer les faisceaux vasculaires correspondant à la première feuille. Ils y sont représentés par un faisceau de petits éléments, non différenciés.

Au-dessus du niveau où s'insèrent les cotylédons, on commence à y distinguer le liber du bois : le premier forme un faisceau étalé tangentiellement et à bords incurvés vers le dedans ; le second se compose d'un ou deux vaisseaux. Entre eux, quelques cloisonnements font prévoir un arc générateur. En dedans du bois, on observe quelques petites cellules indifférenciées, puis des cellules plus grandes qui forment la moelle.

L'axe *épicotylé* renferme un anneau procambial et une moelle. Dans le secteur correspondant à la première feuille, l'anneau comprend dans sa région médiane quelques éléments lignifiés et, sur ses bords externe et interne, des fascicules de petits éléments (premier état du liber). Dans les secteurs des feuilles suivantes, l'anneau est moins différencié.

Deuxième stade (cotylédons sortis de terre).

Les faisceaux correspondant à la première feuille sont indiqués jusqu'à mi-hauteur de l'axe hypocotylé.

Au-dessous du niveau où s'insèrent les cotylédons, la différenciation des éléments vasculaires est un peu plus avancée qu'au stade précédent : on distingue, en dehors et en dedans du bois, des cellules à parois nacrées, qui donneront les tubes criblés.

Dans l'axe *épicotylé*, on distingue, mieux qu'au stade précédent, les jeunes faisceaux correspondant aux différentes feuilles ; mais la différenciation des éléments est relativement moins avancée que dans l'axe hypocotylé, par comparaison avec le stade précédent (pas de cellules nacrées en dedans du bois).

Dans la *feuille* elle-même, — d'ailleurs à peine ébauchée, — les futurs tissus vasculaires ne sont indiqués que par des cellules plus petites.

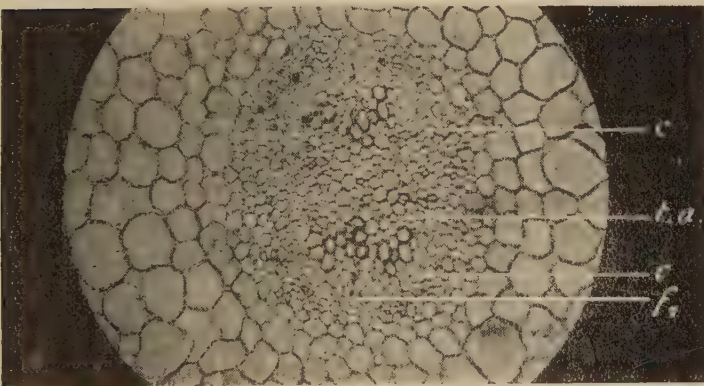


Fig. 8. — 1. *Daphne Laureola* L. Jeune plantule (cotylédons sous terre). Coupe de la base peu différenciée des cotylédons et de la gemmule. Gr. $\times 50$. — 2, *D. Laureola*. Plantule plus âgée (cotylédons sortis de terre). Partie inférieure de l'axe hypocotylé, coupe transv. On remarque l'apparition des fascicules criblés internes *ta* et du cambium *c*, l'absence de moelle, les faisceaux ligneux alternes *f₁* en voie de résorption.

Il résulte de l'étude des faisceaux de la première feuille :
1° qu'il existe un niveau de l'axe hypocotylé où la différen-

ciation des éléments vasculaires est en avance (au-dessous de l'insertion des cotylédons) ; 2° que dans l'axe épicotylé, le liber normal est plus différencié que le liber interne, à un même niveau.

2° *Daphne alpina* L.

Premier stade (cotylédons encore emprisonnés dans l'enveloppe de la graine).

Description de la plantule. — Longueur totale : environ 2 centimètres ; longueur des cotylédons : 3^{mm},5 ; de l'axe hypocotylé : 5^{mm},5 ; de la radicule : 11 millimètres. Largeur et épaisseur des cotylédons : 3 millimètres et 1 millimètre. Diamètre de l'axe hypocotylé : 1 millimètre ; de la radicule : 0^{mm},5. Axe épicotylé à peine indiqué.

Coupe de la radicule. — Endoderme ; deux fascicules libériens opposés et deux fascicules ligneux opposés, alternes avec les précédents.

Coupe de l'axe hypocotylé. — Le cylindre central n'est plus entouré d'un endoderme ; les tissus vasculaires comprennent deux larges faisceaux libériens opposés et deux petits faisceaux ligneux alternes avec les précédents, dont les plus grands vaisseaux sont les plus rapprochés du centre. Les cellules les plus centrales, sans présenter tous les caractères d'une moelle, sont cellulósiques et plus grandes que les autres. On n'observe pas de liber interne ni même de tissu précurseur de ce « liber ».

Au sommet de l'axe hypocotylé, on constate que les vaisseaux les plus externes des deux faisceaux de bois sont en voie de résorption.

Coupe au-dessous de l'insertion des cotylédons. — Chacun des deux faisceaux libériens s'est divisé en deux. Il s'est ainsi formé deux groupes vasculaires, destinés chacun à un cotylédon et qui se sont écartés l'un de l'autre. Chacun d'eux comprend un faisceau ligneux impair, dont les vaisseaux les plus externes et les plus petits sont en voie de résorption, et deux faisceaux libériens de forme arrondie, des deux côtés

du faisceau ligneux. On ne voit pas encore d'arcs de cambium.

Coupes transversales d'un cotylédon. — Les fascicules ligneux — réduits à un ou deux vaisseaux spiralés — sont ici opposés aux fascicules libériens (les tubes criblés ne sont d'ailleurs pas différenciés; toutes les cellules sont remplies d'un protoplasme épais avec de gros noyaux). Naturellement on ne voit pas d'arcs de cambium entre le bois et le liber.

Du côté interne, on voit déjà deux assises de cellules en palissades, tandis que le reste du mésophylle cotylédonaire est rempli de gros grains d'amidon.

Deuxième stade.

Description de la plantule. — Longueur totale : 7 centimètres ; longueur des cotylédons : 1 centimètre ; de l'axe hypocotylé : 2^{cm},5 ; de la radicule : 3^{cm},5. Largeur et épaisseur des cotylédons : 4 millimètres et 0^{mm},6 ; diamètre de l'axe hypocotylé : 1^{mm},8 ; de la radicule : 0^{mm},5 à 1^{mm},5. Axe épicotylé long de 5 millimètres, avec les deux premières feuilles distinctes.

Coupe transversale de la radicule. — Cylindre central entouré par un endoderme ; deux larges faisceaux libériens opposés et deux faisceaux ligneux opposés, alternes avec les précédents.

Coupes de l'axe hypocotylé. — Pas d'endoderme différencié et pas de limite tranchée entre le cylindre central et l'écorce.

Le système vasculaire apparaît formé de deux larges faisceaux libériens opposés et de deux faisceaux ligneux opposés, alternes avec les précédents, et dont les vaisseaux les plus étroits, situés vers l'extérieur, commencent à se résorber.

Les cellules de l'épiderme sont allongées dans le sens radial ; l'assise subépidermique est collenchymateuse.

C'est un peu au-dessous de l'insertion des cotylédons que l'on commence à voir se différencier le tissu criblé intraligneux. C'est aussi à peu près à ce niveau que des arcs générateurs commencent à produire des vaisseaux de bois en dedans du liber.

La différenciation des tissus vasculaires dans l'axe hypo-

cotylé présente donc des dissemblances importantes chez les deux espèces de *Daphne* que nous avons étudiées, le *Laureola* et l'*alpina*.

Un peu plus haut que la coupe précédente, les deux larges faisceaux libériens externes se fragmentent chacun en trois ; les deux faisceaux-fils marginaux passent chacun dans un cotylédon différent ; le faisceau central se continue dans l'axe épicotylé.

Base du cotylédon. — Le faisceau ligneux médian est encore parfaitement visible à ce niveau, mais il est en train de se résorber. De chaque côté de lui, on voit un faisceau libéro-ligneux à bois et liber opposés. Les bords externes du liber forment la continuation du tissu criblé intraligneux, auquel ils se raccordent au niveau de l'insertion des cotylédons sur l'axe.

Vers le *milieu du cotylédon*, les faisceaux vasculaires sont tous libéro-ligneux, avec bois et liber opposés. Les vaisseaux de bois sont encore tous spiralés, et les cellules du liber à contenu protoplasmique dense.

Le tissu du cotylédon, qui était compact au stade n° 1 (plantule plus jeune), est devenu très lacuneux au cours de l'augmentation de taille du cotylédon.

En résumé, la plantule du *Daphne alpina* diffère de celle du *Daphne Laureola* par la structure de l'axe hypocotylé, qui ne présente pas de bois opposé au liber sur la plus grande partie de sa longueur, et par la persistance d'un faisceau ligneux médian dans la base des cotylédons. On peut traduire théoriquement ceci en disant que le système vasculaire des premières feuilles se différencie plus rapidement, par rapport au système vasculaire des cotylédons, chez le *Daphne alpina* que chez le *D. Laureola*.

3° **Thymelæa arvensis** Lam. (*Th. Passerina* Coss. et Gren.)

Premier stade.

Plantule de 2 centimètres de long, cotylédons encore entourés de l'enveloppe de la graine.

Coupe de la racine. — Le cylindre central est entouré d'un endoderme à cadres déjà subérifiés. En dedans vient le péricycle formé d'une seule assise.

Le système vasculaire comprend deux fascicules libériens opposés (chacun d'eux ne présente qu'un tube criblé) et deux fascicules ligneux opposés, alternes avec les précédents, et formés de quatre ou cinq vaisseaux.

Coupes de l'axe hypocotylé. — Dans l'axe hypocotylé, l'endoderme ne se montre pas et, par suite, la limite entre l'écorce et le cylindre central n'est pas nette.

Les deux faisceaux libériens venant de la racine se divisent en deux fascicules qui se rapprochent d'un faisceau ligneux. Le système vasculaire correspondant à chaque cotylédon comprend alors un faisceau ligneux médian et à développement centripète et deux faisceaux libériens latéraux.

Le tissu criblé interne ne se montre pas encore à ce stade.

Coupes de la base du cotylédon. — On voit deux petits faisceaux à bois et liber opposés l'un à l'autre. Le bois et le liber de chacun de ces deux faisceaux se raccordent respectivement au bois et au liber de l'axe hypocotylé.

Deuxième stade.

(Longueur totale de la plantule, 4^{cm},5, dont 4 millimètres pour le cotylédon et 11 millimètres pour l'axe hypocotylé.)

Coupe de la racine. — Ce stade diffère du précédent par le dédoublement du péricycle et la grande augmentation du nombre des vaisseaux ligneux et libériens.

En outre, deux arcs générateurs sont en train de se former, en dedans de chacun des faisceaux libériens.

Coupes de l'axe hypocotylé. — Ce stade diffère du précédent par la plus grande différenciation des tissus, la présence d'un cambium et de vaisseaux de bois opposés en dedans des quatre faisceaux libériens, enfin par l'apparition dans la région axiale de quatre fascicules de tissu criblé interne.

Ces derniers ne sont pas encore différenciés au niveau de l'insertion des cotylédons sur l'axe hypocotylé. Par contre, on distingue nettement deux arcs de procambium correspon-

dant au prolongement du système vasculaire de l'axe épicotylé.

Coupes du cotylédon. — A la base du cotylédon, on trouve encore le faisceau de bois médian, flanqué de deux faisceaux libéro-ligneux. Les vaisseaux les plus externes du faisceau ligneux médian sont en voie de résorption, et les arcs générateurs des deux faisceaux libéro-ligneux latéraux tendent à se rejoindre par-dessus le faisceau ligneux médian.

Troisième stade.

Plantule d'une longueur totale de 6 centimètres, dont 4 millimètres pour l'axe épicotylé et 13 millimètres pour l'axe hypocotylé.

La structure de la *radicule* à ce stade ne présente rien de particulier.

Mais la *partie supérieure de l'axe hypocotylé* offre, au contraire, des changements importants.

Les faisceaux qui prolongent ceux de l'axe épicotylé sont différenciés nettement en liber externe, fascicules ligneux et fascicules criblés internes, en nombre correspondant.

Ceux qui correspondent aux cotylédons ont eu une évolution très rapide à partir du stade précédent ; en effet, le faisceau ligneux médian a presque achevé de se résorber, et il est recouvert par l'arc de cambium qui a rejoint les deux faisceaux libéro-ligneux latéraux (il est à remarquer que la structure est plus évoluée à ce niveau que dans la base même du cotylédon, où la résorption est moins avancée et l'arc cambial encore discontinu).

Le trajet des deux fascicules criblés internes accompagnant le système vasculaire du cotylédon est nettement visible : d'abord franchement internes, ces fascicules deviennent, en s'élevant, de plus en plus latéraux et finissent par s'accoler aux deux bords externes du liber normal.

A l'insertion du cotylédon sur l'axe hypocotylé, on rencontre une région, disque de deux ou trois assises d'épaisseur, qui est peu différenciée et peut être considérée comme l'articulation foliaire du cotylédon.

Coupe de la première feuille. — A la base de la feuille, on voit sur la coupe transversale un faisceau libéro-ligneux à bois et liber opposés et, en outre, deux petits fascicules libériens latéraux formant le prolongement de fascicules criblés internes.

La structure de la première feuille diffère donc de celle du cotylédon par l'absence de faisceau ligneux alterne avec des faisceaux libériens et par le fait que les fascicules criblés faisant suite aux fascicules criblés internes restent séparés des autres sur un plus long trajet.

CONCLUSION.

Chez les plantules de Thyméléacées que nous avons étudiées, les cotylédons sont hypogés et se transforment en feuilles assimilatrices. Leur base présente une ou deux assises méristématiques, qui représentent l'articulation foliaire du cotylédon.

Il n'y a pas à proprement parler de structure primaire, un cambium continu existant déjà dans le premier entre-nœud.

On trouve, dans l'axe hypocotylé et même dans la base des cotylédons, des faisceaux ligneux transitoires à développement centripète et alternes avec les faisceaux libériens. Ces faisceaux ligneux ne se rencontrent ni dans la tige épicotylée, ni dans les vraies feuilles, même tout au début.

Le tissu criblé *interne* existe dans l'axe hypocotylé à un niveau où il n'y a pas de moelle, chez le *Daphne Laureola* et le *Thymelæa arvensis*. Sa différenciation dans l'axe hypocotylé apparaît différente chez deux espèces d'un même genre (*Daphne*). Jamais il ne se différencie du liber interne dans la radicule.

La différenciation du tissu criblé interne est toujours nettement postérieure à celle du liber normal.

Dans les cotylédons, comme dans les feuilles ordinaires, le tissu libérien formant les bords de la méristèle se raccorde avec les fascicules criblés intraligneux.

Le « liber interne », par ses connexions avec le liber normal, par sa formation aux dépens de petites cellules allongées

primitives et par sa présence dans l'hypocotyle à un niveau où la moelle manque, constitue donc une partie du faisceau, dans lequel il forme les bords extrêmes du liber, et ne provient pas de la moelle.

En résumé, chez les Thyméléacées étudiées, les fascicules criblés internes ne sont constitués ni par des files de cellules de la moelle ayant subi une différenciation spéciale, ni par des faisceaux stipulaires faisant retour dans la région circum-médullaire, ni par des faisceaux venant des bourgeons axillaires. Ce sont des faisceaux libériens qui forment les bords latéraux des méristèles foliaires et qui, dans la tige, se trouvent séparés du reste du liber par l'apparition du cambium, qui les laisse en dedans de lui.

Origine du tissu criblé intraligneux dans les sommets végétatifs.

Chez la plupart des Thyméléacées, le fonctionnement d'un cambium précède la lignification des premiers vaisseaux de bois. Il n'existe donc pas, à proprement parler, de structure « primaire » dans les sommets végétatifs.

Dans ces conditions, il n'est pas non plus possible de découvrir par l'étude de ces sommets si les faisceaux intraligneux font partie de la structure primaire.

Parmi les Thyméléacées, le liber intraligneux se rencontre chez les *Aquilarioideæ*, les *Phalerioideæ* et les *Thymelæoideæ*. Il m'a paru se différencier de la même manière chez les plantes de ces trois sous-familles.

Dans la partie centrale de la coupe d'un jeune entre-nœud, on peut toujours distinguer la moelle de la zone circum-médullaire. La moelle a des cellules plus larges, en coupe transversale, et plus courtes, en coupe longitudinale. Elle présente des méats intercellulaires, et dans les entre-nœuds plus âgés elle est souvent résorbée en partie. La zone circum-médullaire a des cellules étroites et allongées, disposées en files radiales qui font suite à celles du bois, jamais isolées au milieu de cellules médullaires.

Chez certains genres, une assise génératrice libérienne et intraligneuse apparaît de très bonne heure (*Aquilaria*, *Phaleria*).

Quelquefois (*Peddiea Dregei*) les faisceaux libériens intraligneux se développent comme les faisceaux libériens externes, avec une forme triangulaire en coupe transversale, et l'intervalle de deux faisceaux voisins est rempli par une dilatation du parenchyme médullaire.

Je n'ai jamais vu de fascicules criblés se différencier dans la moelle. Les tubes criblés, le parenchyme à petits éléments et les fibres de petit diamètre proviennent du bord interne du procambium. Ces cellules diffèrent nettement des cellules de la moelle par la longueur en particulier.

Par contre, il existe chez certaines espèces, — que j'ai signalées dans un des paragraphes précédents, — des fibres plus grosses qui forment souvent des fascicules plongés dans la moelle et sont toujours en dedans du liber intraligneux. Ces fibres sont, topographiquement, médullaires, et, bien que je n'aie pu suivre de près leur différenciation, je pense qu'elles le sont aussi histogéniquement.

Relation entre les faisceaux intraligneux et les faisceaux normaux. — Dans les jeunes entre-nœuds, au stade où quelques éléments conducteurs sont déjà différenciés des deux côtés du cambium, on constate que les fascicules intraligneux sont en dedans et en face des premiers groupes de vaisseaux. Il y a donc correspondance des deux catégories de faisceaux dans les jeunes entre-nœuds.

Mais, au-dessous, on ne retrouve bientôt plus cette correspondance, parce que les faisceaux intraligneux se fusionnent ou s'anastomosent les uns avec les autres (*Daphne*, *Cryptadenia grandiflora*, *Lachnæa diosmoides*, *Gnidia gymnostachya*).

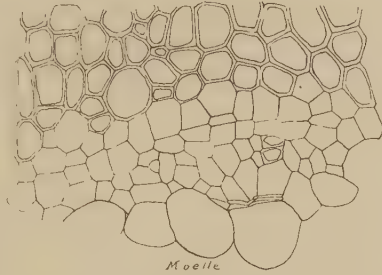


Fig. 9. — Origine du tissu criblé interne : coupe transv. d'un jeune rameau de *Phaleria Neumannii*. Le tissu criblé provient des plus internes des petites cellules en files radiales, dont les plus externes ont formé du bois. Entre ces deux tissus se voit l'ébauche d'un arc générateur.

Résumé des caractères primitifs des faisceaux intraligneux. — Les faisceaux intraligneux proviennent du bord interne du procambium, à l'exception des grosses fibres internes. Ils se différencient un peu plus tard que le bois et le liber normal. Ils correspondent primitivement aux faisceaux libéro-ligneux et, par suite, aux jeunes feuilles.

Accroissement et mort du tissu criblé intraligneux.

a. *Épaississement du liber circummédullaire.* — On a vu que ce tissu est d'abord disposé en faisceaux. En général, les tubes criblés apparaissent avant les fibres.

On peut répartir les espèces étudiées en trois catégories, suivant la manière dont se fait l'épaississement du liber interne :

1^o Espèces où la différenciation du parenchyme en liber gagne en s'étendant autour des faisceaux : *Gyrinopsis citrinæcarpa*, *Phaleria ambigua*, *Peddiea parviflora*, *Thymelæa elliptica*, *T. dioica*, *T. Passerina*, *Pentathymelæa thibetensis*, *Edgeworthia Gardneri*, *Ovidia Pillo-Pillo*, *Cryptadenia breviflora*, *C. grandiflora*, *Lachnæa purpurea*, *Chymococca empetroides*, *Diarthron linifolium*, *Stellera Fargesii*, *S. circinata*, *Pimelea flava*, *P. imbricata*.

2^o Espèces où l'épaississement du liber interne s'opère par des arcs générateurs irrégulièrement distribués : *Aquilaria apiculata*, *A. microcarpa*, *A. Baillonii*, *Gyrinopsis urdane-tensis*, *G. brachyantha*, *Gyrinops Walla*, *Phaleria amboinensis*, *P. Neumannii*, *P. platyphylla*, *P. Perrotetiana*, *P. (Drymispermum) laurifolia*, *Peddiea africana*, *Gnidia calocephala*, *G. pubescens*, *G. sericea*, *G. imbricata*, *G. pinifolia*, *G. (Lasiosiphon) Kraussii*, *G. microphylla*, *Linostoma scandens* var. *Cambodiana*, *L. Thorelii*, *Lasiadenia rupestris*, *Daphnopsis (Neivira) longifolia*, *Hyptiodaphne crassifolia*, *Rhamnoneuron Balansæ*, *Daphne Gnidium*, *D. Laureola*, *D. oleoides*, *Lachnæa macrantha*, *L. densiflora*, *Passerina filiformis*.

3^o Espèces où l'épaississement du liber circummédullaire se fait par une assise centrifuge complète ou presque complète :

Aquilaria Agallocha, *Gyrinopsis Cumingiana*, *Peddiea Dregei*, *Gnidia* (*Lasiosiphon*) *macropetala*, *Dicranolepis vestita*, *Synaptolepis Kirkii*, *Craterosiphon Klaineum*, *Wikstroemia indica*, *Linodendron Lagetta*, *Funifera utilis*, *Daphne Meze-reum*, *Eriosolena montana*, *Dirca palustris*, *Dais cotinifolia*.

On voit que chacune de ces trois catégories renferme des plantes de chacune des trois sous-familles pourvues de liber interne, et même de presque toutes les grandes tribus. Le mode d'épaississement du liber circummédullaire est donc un caractère sans grande valeur au point de vue systématique.

Quand les nouveaux éléments du liber interne sont produits par une assise génératrice, leur différenciation est très rapide : c'est ainsi qu'on observe souvent des tubes criblés immédiatement en dedans de cette assise.

b. *Mort des éléments du liber circummédullaire*. — Tandis que de nouveaux éléments libériens se forment de la manière qui vient d'être décrite, la taille de la moelle n'augmente pas ; il faut donc qu'il y ait quelque part des éléments qui disparaissent.

En effet, les cellules les plus anciennes du liber circummédullaire cessent chacune à leur tour de fonctionner, après avoir épaissi leurs parois. Quand il y a des fibres serrées, ces vieux éléments sont écrasés entre les nouvelles cellules du liber et les fibres, comme on le voit dans tous les rameaux assez âgés. Parfois les membranes de ces vieux éléments hors d'usage se sclérifient (*Aquilaria microcarpa*, *Gnidia imbricata*).

ROLE DU LIBER CIRCUMMÉDULLAIRE DE LA TIGE

Le liber interne joue-t-il un rôle important dans la vie de la plante, ou bien constitue-t-il une formation archaïque et dépourvue d'utilité actuelle ?

C'est un tissu important : l'abondance des tubes criblés dans la région circummédullaire, le passage général de ses faisceaux dans les feuilles le montrent bien. On remarque que le liber interne manque dans la racine, mais se poursuit jusqu'au bas de la tige. A ce niveau, les éléments du liber interne sont morts en général : on constate que la moelle voisine est résorbée ou formée aussi de cellules mortes (ex. : *Gnidia imbricata*).

L'un des rôles de ce tissu est donc certainement d'apporter la sève élaborée à la région centrale de la tige.

En résumé, l'étude précédente de la zone circummédullaire de la tige amène aux conclusions suivantes :

La tige des Thyméléacées renferme toujours du liber interne, sauf chez les genres *Drapetes* et *Octolepis* ; la racine ne présente jamais ce tissu.

La moelle acquiert de bonne heure son diamètre définitif, dans la tige et les rameaux.

Dans le liber circummédullaire, les parties les plus anciennes sont les plus proches de la moelle ; les éléments les plus jeunes sont ceux du voisinage des premiers vaisseaux du bois. Le liber circummédullaire se renouvelle grâce à la formation de nouveaux tissus du côté externe, pendant que les plus internes se mortifient.

Il se forme à partir d'éléments du procambium, et non des cellules externes de la moelle, qui se différencie souvent après lui. Il y a une limite marquée entre la moelle et la zone circummédullaire.

Les *fibres* de cette zone ne présentent pas de caractères importants au point de vue systématique. Suivant les espèces,

on rencontre une seule sorte de fibres, soit lignifiées, soit cellulósiques, ou bien deux sortes, les plus internes étant lignifiées et les autres ne l'étant pas.

Les faisceaux intraligneux de la tige renferment de nombreux tubes criblés et descendent des feuilles, où ils constituent soit des faisceaux supérieurs ou internes, soit les bords externes du liber de la méristèle.

Le liber interne paraît avoir pour rôle de conduire la sève élaborée aux régions centrales de la tige. La mort du liber interne s'accompagne toujours de celle de la moelle. Mais son rôle peut être aussi de parer, dans une certaine mesure, à une disparition possible du liber normal, par destruction des tissus périphériques.

Ce rôle de tissu conducteur de secours, attribué au liber interne, semble à certains auteurs une raison suffisante de considérer la présence de ce tissu chez une plante non comme une anomalie, mais comme un critère de perfection (Baranetzky, *loc. cit.*).

Je ferai remarquer, en outre, que, dans l'ensemble des Dicotylédones, et à l'exception des Loganiacées, la présence du liber interne dans une plante s'accompagne toujours de l'absence de stipules. Il est intéressant de constater qu'on ne rencontre pas, en même temps, dans une méristèle, des phyllomes latéraux (correspondant aux stipules) et des faisceaux supérieurs (intraligneux).

Un autre point important, pour la famille qui nous occupe, c'est que les plantes qui la composent sont les seules pourvues d'articulations foliaires et florales, parmi les Dicotylédones à liber interne. Or, j'ai montré que, chez les Thyméléacées pourvues de liber intraligneux dans la trace foliaire et non dans la feuille, le changement de structure se faisait justement au niveau de l'articulation foliaire.

FAISCEAUX LIGNEUX CIRCUMMÉDULLAIRES

Van Tieghem a signalé autrefois (*loc. cit.*) la présence, en plus des faisceaux de liber interne, de fascicules ligneux circummédullaires chez les Aquilariées.

Ces fascicules font partie, dit-il, de « faisceaux libéro-ligneux inverses » circummédullaires, c'est-à-dire de faisceaux ayant le bois en dehors et le liber en dedans.

Cependant, l'observation fait voir que le nombre et la répartition de ces fascicules ligneux sont très irréguliers, à l'inverse de ceux des faisceaux libériens circummédullaires.

L'étude des coupes longitudinales et des coupes en série montre, de plus, que les faisceaux ligneux de la zone circummédullaire ne sont pas tous de même nature.

Les uns sont composés de vaisseaux du bois primaire, séparés de leurs congénères sur une partie de leur trajet par quelques cellules de parenchyme. Les autres sont des faisceaux surnuméraires de la méristèle, qui se terminent en pointe aveugle dans la région circummédullaire de la tige, dans certains cas.

Dans la première catégorie, les vaisseaux sont imparfaits, ornés d'épaississements lignifiés en hélice, à pas de 20 μ environ. Le parenchyme qui les entoure appartient au bois, bien que ses éléments ne soient pas lignifiés. Ses cellules ont la même longueur que les éléments voisins du bois, et leurs cloisons transversales sont à très peu près à la même hauteur. La limite qui les sépare des tissus criblés circummédullaires se voit nettement sur les coupes longitudinales, tandis que, sur les coupes transversales, ces éléments sont disposés en files radiales qui prolongent celles du bois.

Enfin, si l'on suit le trajet longitudinal de ces vaisseaux isolés, on les voit se rattacher, après un parcours séparé plus ou moins long, à la masse du bois.

J'ai observé de ces vaisseaux circummédullaires dans les espèces suivantes : *Aquilaria malaccensis*, *A. microcarpa*, *A. Agallocha*, *A. Baillonii*, *Gyrinopsis citrinæcarpa*, *G. Cumingiana*, *Phaleria ambigua*, *Peddiea parviflora*, *Struthiola striata*, *S. lucens*, *S. ovata*, *Lagetta lintearia*, *Wikstræmia indica*, *Lasiadenia rupestris*, *Rhamnoneuron Balansæ*, *Daiscotinifolia*.

J'en ai aperçu aussi, mais pas dans tous les exemplaires observés, chez les espèces : *Aquilaria apiculata*, *A. crassna*, *Gyrinopsis acuminata*, *G. urdanensis*, *G. brachyantha*, *Phaleria Neumannii*, *P. platyphylla*, *P. Perrotetiana*, *Peddiea africana*, *Gnidia transvaalensis*, *G. sericea*, *G. imbricata*, *G. involucrata*,

G. pinifolia, *G. (Lasiosiphon) eriocephala*, *G. macropetala*, *Struthiola erecta*, *S. longiflora*, *Dicranolepis vestita*, *Linostoma scandens* var. *Cambodiana* et var. *oblongifolia*, *L. Thorelii*, *L. decandrum*, *Craterosiphon Klaineum*, *Thymelæa dioica*, *Daphne Gnidium*, *D. Mezereum*, *D. Laureola*, *D. oleoides*, *Edgeworthia Gardneri*, *Dirca palustris*, *Cryptadenia brevifolia*, *C. grandiflora*, *Lachnæa diosmoides*, *Passerina filiformis* et *Chymococca empetroides*.

Ces vaisseaux résultent-ils de la différenciation de cellules produites par l'assise génératrice circummédullaire, quand une telle assise existe?

Ils en sont souvent séparés par des cellules de parenchyme dont les cloisons horizontales ne sont pas à la même hauteur que celles des cellules génératrices. L'assise géné-

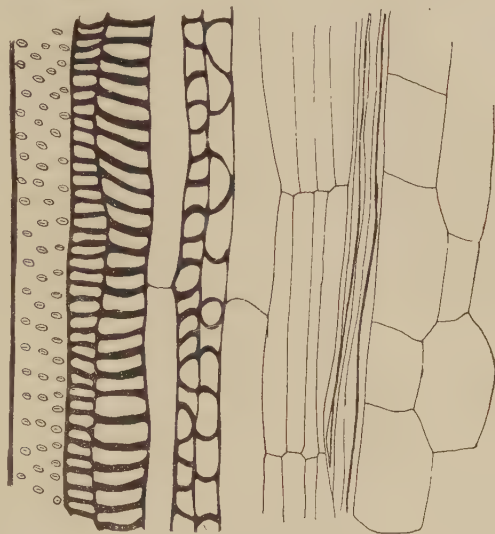


Fig. 10. — Vaisseaux ligneux « circummédullaires ». — Coupe long. de la région circummédullaire d'*Aquilaria Baillonii*. Les vaisseaux « circummédullaires » représentent les vaisseaux les plus internes du bois, séparés des suivants par une ou deux assises de parenchyme non différencié. Gr. $\times 500$.

ratrice circummédullaire est donc seulement une assise génératrice libérienne.

Quant aux faisceaux ligneux internes qui constituent les traces de faisceaux surnuméraires de la méristèle, ils atteignent rarement la région circummédullaire de la tige (*Aquilaria*).

Enfin, parmi ces faisceaux circummédullaires d'éléments lignifiés, il y en a quelques-uns (en particulier chez les *Aquilaria*) qui paraissent formés de vaisseaux sur les coupes transversales, mais qui, sur les coupes en long, se révèlent composés seulement de *fibres* à parois minces.

TISSU CIBLÉ INCLUS

Un certain nombre de Dicotylédones appartenant à diverses familles présentent des éléments criblés dans le bois secondaire de leurs tiges. Ce sont le plus souvent des plantes grimpantes, et cette répartition des tissus mous alternant avec du bois dur donne à leur tige une flexibilité plus grande. Les recherches de nombreux auteurs ont montré que, dans certaines familles, ces groupes criblés étaient du liber, inclus par le déplacement du cambium, qui se transporte de plusieurs assises vers le dehors ; tandis que, chez d'autres, ils provenaient d'une différenciation, dans un sens inattendu, de cellules du parenchyme ligneux secondaire.

Comme exemple de plantes où des groupes de tubes criblés se différencient dans des bandes de parenchyme ligneux secondaire, on peut citer certaines Acanthacées (*Thunbergia*) et Malpighiacées (*Dicella*).

Au contraire, chez certaines Papilionacées, Ménispermacées, etc., le cambium normal cesse à un moment donné de fonctionner, tandis qu'un nouveau cambium apparaît, dans le péricycle par exemple, et produit du bois en dedans et du liber en dehors.

Les inclusions de tissu criblé au sein du bois peuvent donc avoir deux origines très différentes. On observe encore, chez diverses familles, d'autres anomalies dans la disposition des tissus vasculaires, mais ces dernières ne sauraient être confondues avec celles que nous avons rencontrées chez les Thyméléacées.

On trouve des groupes criblés inclus chez plusieurs plantes de la famille que nous étudions. L'aspect des coupes transversales, qui montrent des îlots cellulotiques au milieu du bois secondaire, n'avait pas échappé aux anciens auteurs ; ceux-ci pourtant ne paraissent pas avoir cherché beaucoup à approfondir la nature réelle de ces îlots.

Le premier, Möller (1) signale des « fascicules de tissu mou, étalés tangentiellement, et renfermant des fibres semblables à celles du liber » dans le bois secondaire de l'*Aquilaria agallocha* Roxb.

Solereder, étudiant à son tour cette question (2), annonce la présence de « phloème interxylaire » chez les espèces suivantes : *Linostoma decandrum*, *Lophostoma calophylloides*, *L. ovatum*, *Aquilaria Agallocha*, *A. grandiflora*, *A. malaccensis*, *A. microcarpa*, *A. ophispermum*, *Gyrinops Walla* et *Gyrinopsis Cumingiana*. D'après cet auteur, les groupes inclus sont composés de tubes criblés, de parenchyme et de fibres, et produits par le bord interne du cambium.

Ensuite, Van Tieghem signale du « liber inclus dans le bois » chez quatre nouvelles espèces (*Synaptolepis Kirkii*, *Aquilaria Beccariana*, *A. borneensis*, *Gyrinops moluccana*). Il croit tout d'abord pouvoir affirmer que ces fascicules constituent du liber inclus, mais produit par le bord externe du cambium (3). M. Houlbert (*loc. cit.*) soutient la même idée quelque temps après. Mais, dans de nouvelles recherches (4), Van Tieghem renonce à sa première opinion pour adopter celle de Solereder ; toutefois, il ne précise pas les observations sur lesquelles il base sa nouvelle interprétation.

Cette dernière est d'ailleurs confirmée par des travaux de MM. Thouvenin (5) et Leisering (6).

Enfin, M. Solereder classe encore parmi les Thyméléacées à « phloème interxylaire » le *Brachythalamus podocarpus* Gilg. Pour cette espèce seule, la présence de cribles dans le tissu qui nous occupe est affirmée catégoriquement.

La nature de ce tissu dans les autres espèces restait donc douteuse, son aspect général n'étant pas un caractère suffisant pour faire conclure à la présence des cribles. Or, cette dernière

(1) Beitr. z. vergl. Anat. des Holzes (*Denkschr. Wien. Akad.*, XXXVI, 2, 1876).

(2) Syst. Anat. der Dicot., Stuttgart, 1899, et *loc. cit.*

(3) Struct. des *Aquilaria* (*Journ. de Bot.*, t. VI, p. 217-219, 1892).

(4) Struct. et aff. des Th. (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, p. 65-78, 1893, et *loc. cit.*).

(5) Struct. des *Aquilaria* (*Journ. de Bot.*, t. VI, p. 212-215, 1892).

(6) Ueber d. Entw. des Interxyl. Lept. (*Bot. Centralblatt*, 80, 1899).

a la plus grande importance, puisqu'elle entraîne le rôle conducteur du tissu; cette question était donc la première à résoudre.

1. — PRÉSENCE DU TISSU CRIBLÉ INCLUS DANS LES RAMEAUX.

a. *Méthode.* — La méthode que j'ai employée pour déceler les cribles consiste à colorer la callose de leurs cals. Le bleu-coton C4 B donne une réaction très élective (travaux de M. Mangin, *loc. cit.*) ; on obtient aussi de vives colorations avec la deltapurpurine, la rosazurine, etc. Il est très difficile, chez les Thyméléacées, d'obtenir des colorations doubles de la callose et de la cellulose. La méthode qui a donné, empiriquement, le meilleur résultat, consiste à colorer la cellulose par le rouge Congo, puis à passer les coupes dans le sulfate de cuivre à 1 p. 100 avant de colorer la callose.

Même lorsque les cals ne sont pas développés, on obtient, avec le bleu-coton, une légère coloration bleue des cribles.

b. *Espèces présentant du tissu criblé dans leur bois secondaire.* — Pour certaines espèces, où la présence du tissu mou dans le bois secondaire a déjà été signalée par les auteurs, je me suis borné à vérifier la présence des cribles. Mais j'ai pu étudier, en outre, un certain nombre d'autres espèces. Les résultats ont été les suivants :

Espèces présentant du tissu criblé inclus dans le bois secondaire :

Genre *Aquilaria* : espèces citées au paragraphe précédent et, en outre : *A. crassna*, *A. Baillonii*, *A. apiculata*.

Genre *Gyrinopsis* : *G. Cumingiana*, *G. acuminata*, *G. brachyantha*, *G. citrinæcarpa*, *G. urdanetensis*.

Genre *Gyrinops* : *G. Walla* (je n'ai pu étudier le *G. moluccana*).

Genre *Brachythalamus* : je n'ai pu me procurer de repré-



Fig. 11. — Ilots criblés inclus dans le bois secondaire. — *Gyrinops Walla*, coupe tangentielle. Plages criblées et cribles isolés, bouchés par des cals. Gr. $\times 150$.

sentants de ce genre, mais la présence de tubes criblés dans son bois secondaire a été nettement affirmée par Solereder.

Genre *Linostoma* : *L. decandrum* (les fascicules criblés

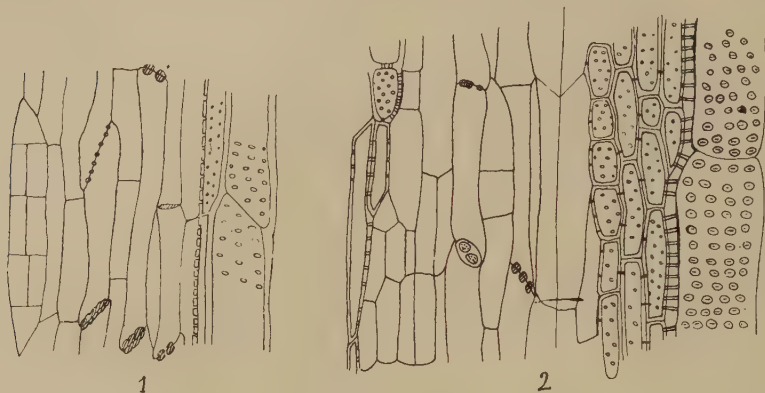


Fig. 12 — Ilots criblés inclus dans le bois secondaire. — 1, *Gyrinopsis urdanetensis* Elmer ; 2, *Synaptolepis Kirkii* Oliv. Cribles et plages criblées portant des cals. Gr. $\times 175$.

apparaissent chez cette espèce plus tard que chez les précédentes).

Genre *Synaptolepis* : *S. Kirkii*.

Genre *Lophostoma* : *L. calophylloides* et *L. ovatum*.

Chez quelques espèces de *Linostoma* (*L. scandens* et ses variétés *Cambodiana* et *oblongifolia*, *L. persimile*, *L. Thorelii*), j'ai constaté l'absence de tissu criblé dans le bois secondaire, au moins chez les rameaux jeunes.

Quelques plantes de la famille [*Gnidia* (*Lasiosiphon*), *Dirca*, *Phaleria platyphylla*] présentent des bandes de parenchyme cellulósique dans le bois secondaire, mais ces bandes sont dépourvues d'éléments criblés.

En résumé, les plantes de la sous-famille des *Aquilarioideæ* présentent toutes des fascicules criblés inclus dans le bois secondaire.

Parmi les autres Thyméléacées, trois genres seulement renferment des espèces pourvues de ces fascicules, — et d'autres espèces qui n'en montrent pas, au moins d'après mes observations.

Il existe, en outre, une différence importante entre les *Aquilarioideæ* et les autres espèces à tissu criblé inclus : les premières ne montrent pas ou presque pas de tubes criblés *en dehors* du cambium, tandis que les secondes en présentent un certain nombre.

Chez les *Aquilarioideæ*, on voit en dehors du cambium des couches assez régulièrement alternées de parenchyme à cellules rectangulaires et de fibres, mais je n'y ai aperçu de cals ou de cribles qu'une ou deux fois.

Au contraire, chez le *Synaptolepis* par exemple, on aperçoit, en dehors du cambium, quelques cribles, — toutefois beaucoup moins nombreux que dans le liber intraligneux.

On voit bien qu'il serait imprudent de rapprocher en un même groupe, formé de toutes les Thyméléacées à tissu criblé inclus, les *Aquilarioideæ*, — qui sont généralement des *arbres*, — et les *Linostoma*, *Lophostoma* et *Synaptolepis*, qui ont plutôt le port de lianes. On a vu, dans l'étude des faisceaux criblés intraligneux, qu'il existe, dans les feuilles de ces deux groupes de plantes, d'autres différences anatomiques importantes.

Absence du tissu criblé inclus dans les pédoncules.

Les travaux de nombreux auteurs ont montré que la structure anatomique des pédoncules était presque toujours très voisine de celle des rameaux de la plante. Je me suis demandé si les espèces qui présentent du tissu criblé inclus dans leurs rameaux montraient également ce caractère anatomique singulier dans leurs pédoncules floraux.

Aussi bien chez les *Aquilarioideæ* que chez les *Linostoma* et *Synaptolepis*, les pédoncules floraux se montrent dépourvus de tissu criblé inclus dans le bois secondaire. Le cambium y produit, par conséquent, des éléments criblés vers le dehors et des éléments lignifiés vers le dedans.

Cette structure, différente de celle des rameaux, est-elle due au faible développement des formations secondaires des pédoncules ou à la nature particulière des appendices qu'ils portent? Il est vraisemblable que ces deux raisons réunies constituent l'explication, sinon la cause, de cette différence.

2. — RÉPARTITION DU TISSU CRIBLÉ INCLUS DANS LE BOIS SECONDAIRE.

a. *Coupes transversales.* — En examinant la coupe transversale d'un rameau de *Gyrinopsis Cumingiana*, par exemple, on constate que les îlots criblés ne sont pas répartis

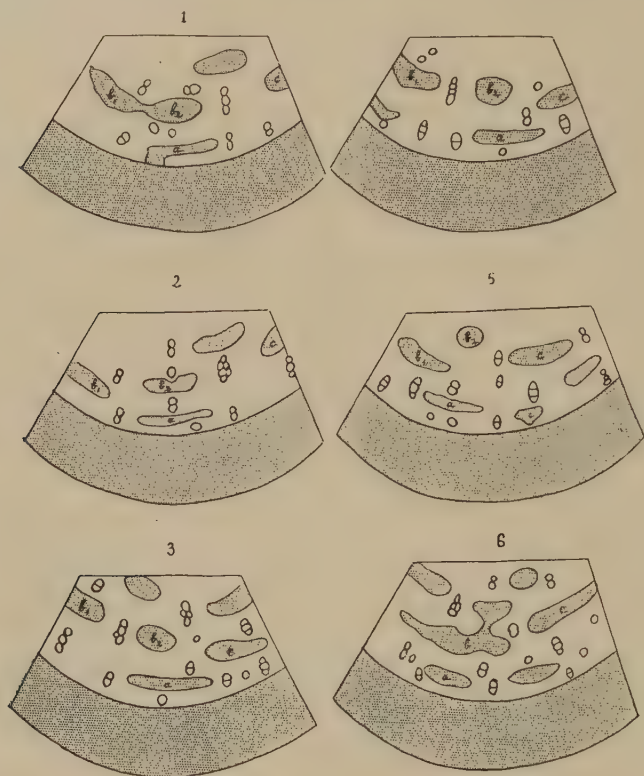


Fig. 13. — Trajet des fascicules criblés inclus dans le bois secondaire. — *Aquilaria malaccensis* Lam. Série de coupes transv. superposées, distantes de 2^{mm},5 ; la coupe 1 est la supérieure. Les fascicules changent de forme, se dédoublent (b), etc.

au hasard dans le bois secondaire, mais qu'ils sont disposés, avec plus ou moins de régularité, suivant une spirale ou suivant des cercles concentriques.

Les autres espèces de la famille qui possèdent du tissu criblé inclus présentent une disposition analogue de ces îlots dans le bois secondaire.

Les groupes de vaisseaux ligneux sont généralement situés en dedans et assez près de chacun des îlots criblés ; mais quelques-uns d'entre eux sont disposés autrement. Dans l'ensemble, la correspondance des deux sortes d'éléments paraît bien réelle.

Les tissus lignifiés et criblés, quand ils sont contemporains, présentent aussi des caractères communs : dimensions radiales des cellules qui sont grandes — ou petites — en même temps dans les deux tissus ; épaisseur des parois.

b. *Coupes longitudinales*. — L'observation des coupes longitudinales des diverses espèces à tissu criblé inclus donne lieu aux remarques générales suivantes :

Le tissu criblé inclus forme des faisceaux d'une grande longueur (plusieurs entre-nœuds) dans le bois secondaire. Ces faisceaux se rattachent aux faisceaux libériens des feuilles. Ils ne sont pas isolés les uns des autres, le long de leur trajet dans le bois ; au contraire, ils présentent des anastomoses ou des ramifications ; on peut même observer des fascicules réunissant un faisceau inclus à un faisceau intraligneux.

Relations des faisceaux criblés inclus avec les feuilles.

a. *Disposition du liber dans les feuilles, chez les espèces à tissu criblé inclus*. — Pour déterminer quelle est l'importance des faisceaux criblés inclus, il faut d'abord savoir s'ils communiquent avec les feuilles ou, en d'autres termes, s'ils servent à la marche descendante de la sève élaborée ; et, dans l'affirmative, quelle est leur part relative dans cette fonction par comparaison avec le liber ou zone extracambiale.

Considérons d'abord comment se présente le tissu criblé dans le limbe des feuilles. Chez les *Aquilarioideæ*, le tissu criblé comprend du liber externe, situé en dehors du bois, et des faisceaux criblés internes, situés en dedans de l'anneau de bois. On n'observe jamais d'assise génératrice libéro-ligneuse, mais seulement des arcs générateurs peu réguliers. Souvent, les groupes de cellules criblées sont séparés par des cellules lignifiées, et parfois ces dernières entourent complètement

les groupes criblés (fig. 14). Dans ce dernier cas, il semble qu'il y ait dans la feuille, comme dans la tige, des faisceaux criblés inclus; mais, dans la feuille, on n'observe pas d'assise génératrice en dehors des groupes criblés.

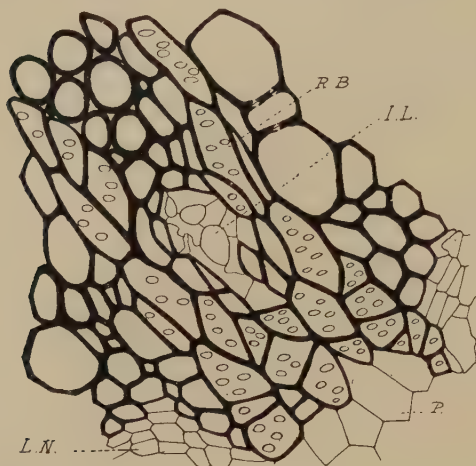


Fig. 14. — *Gyropteris Cumingiana*. Ilot criblé inclus dans le bois de la feuille. Ce sont deux « rayons secondaires » qui se sont réunis par-dessus l'ilot libriforme et ont lignifié leurs cellules : R. B., rayon du bois ; I. L., ilot libriforme ; L. N., liber normal.

Chez les *Lophostoma* et *Synaptolepis*, il existe, comme chez les *Aquilarioideæ*, des « faisceaux péridermiques » dans la feuille. Au contraire, les *Linostoma* sont dépourvus de ces faisceaux.

Dans tous les cas, ou bien il n'existe pas d'assise génératrice libéro-ligneuse dans les faisceaux foliaires, ou bien il n'y a que des arcs générateurs parti-

tiels qui deviennent de moins en moins nets vers la base du pétiole.

b. *Passage de la trace foliaire à travers l'écorce.* — Sur le trajet de la méristèle à travers l'écorce, on n'observe pas d'assise génératrice entre le bois et le liber. Ce dernier est partagé en faisceaux, comme dans la feuille, par des cloisons formées de cellules lignifiées.

c. *Jonction des traces foliaires avec les tissus conducteurs de la tige.* — Pour exposer la manière dont se fait cette jonction, je décrirai une série de coupes transversales pratiquées au-dessous d'un nœud dans un rameau d'*Aquilaria Agallocha* Roxb. J'ai vérifié l'existence de la même structure chez plusieurs espèces (1) des autres genres étudiés ici soit par des coupes transversales en série, soit par des coupes longitudinales.

(1) *Aquilaria Baillonii*, *A. microcarpa*, *A. malaccensis*, *A. apiculata*, *Gyneros brachyantha*, *G. urdanetensis*, *G. citrinæcarpa*, *Gyneros Walla*, *Linostoma decandrum*, *Synaptolepis Kirkii*.

Un peu au-dessous du nœud, l'anneau de bois de la tige présente une solution de continuité, quant à ses couches externes. La trace foliaire s'insère dans cet espace, liber compris ; on voit sur les coupes inférieures l'anneau de bois se

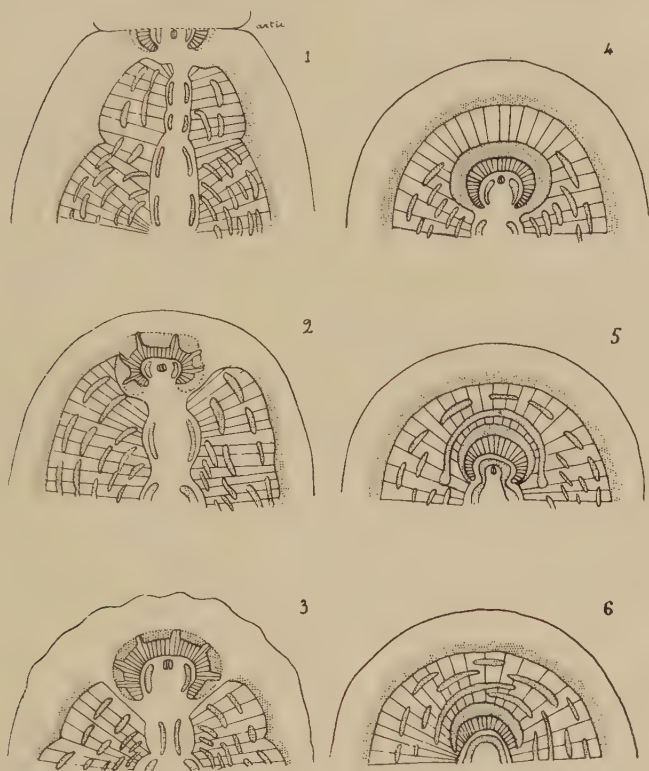


Fig. 15. — Rapports de la trace foliaire avec le bois secondaire. — *Agilaria Agallocha* Roxb. Le liber normal de la feuille se continue par du liber inclus dans le bois secondaire de la tige.

refermer par-dessus le liber descendant de la trace foliaire, qui est alors devenu tissu criblé inclus.

Ce dernier tissu est donc formé par les prolongements inférieurs de tous les faisceaux libériens des feuilles. Ce fait explique la disposition des faisceaux sur les coupes transversales : on a vu qu'ils paraissent répartis sur des cercles concentriques, à un examen superficiel, ou plutôt sur une spirale, si l'on y regarde de plus près. J'ai signalé aussi que ces faisceaux inclus s'anastomosaient et se divisaient dans

l'épaisseur du bois : ceci explique pourquoi le nombre des îlots criblés, comptés sur une coupe transversale, n'est pas forcément égal au nombre des feuilles insérées sur le rameau au-dessus du niveau de la coupe.

Description des éléments du tissu criblé inclus.

a. *Tubes criblés.* — Ils sont formés d'articles qui possèdent des dimensions analogues à celles qui sont courantes dans la famille ($l.$ = 125 à 180 μ ; $d.$ = 12 à 14 μ) et présentent des cribles sur leurs membranes terminales et sur leurs parois latérales.

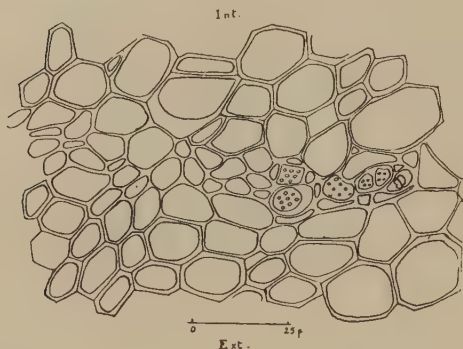


Fig. 16. — Disposition des éléments dans un îlot criblé du bois secondaire (*Gyrinopsis Cumingiana*). Les tubes criblés sont toujours séparés du bois par du parenchyme. Gr. $\times 500$.

Chez les genres *Aquilaria*, *Gyrinopsis*, *Gyrinops* et *Linostoma* (*L. decandrum*), on observe des cloisons terminales presque à angle droit, occupées le plus souvent par un seul crible. Quant aux cloisons latérales, elles por-

tent soit des « plages » comprenant jusqu'à sept cribles voisins (ex. *Gyrinopsis urdanetensis*, fig. 12), soit de petits cribles isolés assez éloignés les uns des autres.

Chez le *Synaptolepis Kirkii*, les cloisons terminales sont, au contraire des précédentes, obliques et occupées par deux ou trois cribles voisins (fig. 12-2).

On trouve, à côté des articles de tubes criblés interligneux, des cellules-compagnes chez toutes les plantes précédentes. Ces cellules sont plus courtes que les articles, de très faible diamètre, et effilées aux extrémités.

Fibres. — Chez quelques espèces, comme le *Gyrinopsis Cumingiana*, on ne trouve pas de fibres dans les faisceaux criblés inclus ; chez la plupart, il en existe, soit en petit nombre (*Aquilaria apiculata*, *Gyrinops Walla*, *Linostoma*

decandrum...), soit en grande quantité (*A. malaccensis*, *A. microcarpa*, *Gyrinopsis brachyantha*, *G. acuminata*). Il ne m'a pas été possible d'isoler ces fibres pour mesurer leur longueur ; quant à leur diamètre, il oscille autour de 10 μ ; cette dimension est dépassée chez le *Gyrinopsis brachyantha*.

Les membranes de ces fibres semblent être de nature variable dans la même espèce, si l'on se base sur le résultat des colorations.

Pourtant, en général, ces fibres prennent le vert d'iode chez les *A. malaccensis*, *Gyrinopsis brachyantha*, *G. acuminata*, *Gyrinops Walla*, *Linostoma decandrum* ; elles restent incolores chez les *A. apiculata*, *A. microcarpa*, etc.

Parenchyme. — M. Van Tieghem a déjà vu, chez plusieurs espèces, que le tissu différencié des îlots n'est jamais au contact des tissus lignifiés ; il en est séparé au moins par une assise de parenchyme.

Ce fait est général, d'après mes propres observations. Les cellules de ce parenchyme sont des parallépipèdes rectangles de dimensions variées, mais toujours beaucoup plus longs que larges. On connaît déjà, par les travaux cités, la présence de petits cristaux d'oxalate de calcium dans ces cellules, chez la plupart des espèces.

Origine et différenciation du tissu criblé inclus.

Les éléments du tissu criblé inclus sont disposés en files radiales, comme les autres tissus libéro-ligneux ; ils sont traversés par des *rayons* dont les cellules ne sont pas lignifiées à cette place, mais présentent les mêmes dimensions qu'à travers le bois. Il est donc manifeste que le tissu criblé inclus est produit par le fonctionnement d'une assise génératrice. D'après l'ensemble des auteurs qui ont déjà étudié cette question, les « îlots interligneux » sont « produits par le bord interne du cambium ». Bien que le résultat de mes propres observations confirme au fond cette idée, je crois qu'il importe de la préciser et surtout d'exposer, — ce qui n'a guère été fait jusqu'ici, — les faits anatomiques qui amènent à cette conclusion.

Remarquons d'abord que l'existence de tissu criblé produit par le bord interne d'une assise génératrice a déjà été signalée chez les Thyméléacées à propos de l'épaississement des faisceaux libériens intraligneux. Il est vrai que les assises en question ne produisent que du tissu criblé, à l'exclusion de bois ; mais c'est néanmoins le cas de rappeler l'existence de ces assises, au moment d'étudier l'origine du tissu criblé inclus.

a. *Différents aspects de la zone du cambium libéro-ligneux chez les Thyméléacées à tissu criblé inclus.* — Au moment de la formation des îlots criblés inclus, la zone cambiale peut présenter plusieurs configurations différentes :

Dans certains cas, le cambium, au lieu d'avoir une forme circulaire, présente un aspect crénelé : certains de ses arcs sont plus proches du centre que les arcs voisins. On constate que cet écart est dû non pas à ce que les arcs en retard ont formé des cellules qui ne se sont pas développées dans le sens du rayon, mais à ce qu'ils ont cessé pendant quelque temps d'en détacher, du côté interne (pendant que les arcs voisins continuaient à en produire) (fig. 18-2).

En d'autres endroits, on observe que certains arcs du cambium, au lieu d'être formés d'une seule assise qui se

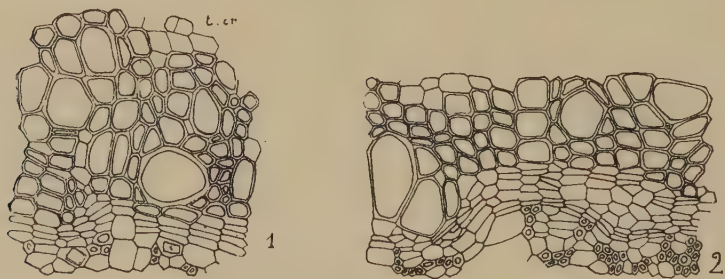


Fig. 17. — Différents aspects du cambium produisant des îlots criblés inclus dans le bois secondaire (*Aquilaria malaccensis*). — 1, cambium en retard suivant certains arcs; 2, dédoublement en deux arcs concentriques. Gr. $\times 300$.

cloisonne rapidement, présentent plusieurs assises de cellules jeunes empilées. C'est donc une « zone génératrice » (fig. 18-3).

Enfin, il y a des cas où le cambium paraît nettement dédoublé : on voit un arc externe, en dedans duquel se

trouve une assise dont quelques cellules commencent à se lignifier, et un arc interne, en dehors duquel des tubes criblés sont en voie de différenciation. C'est l'arc externe qui se trouve à la même distance du centre que les arcs « normaux » voisins. Il arrive que l'arc interne présente des cloi-

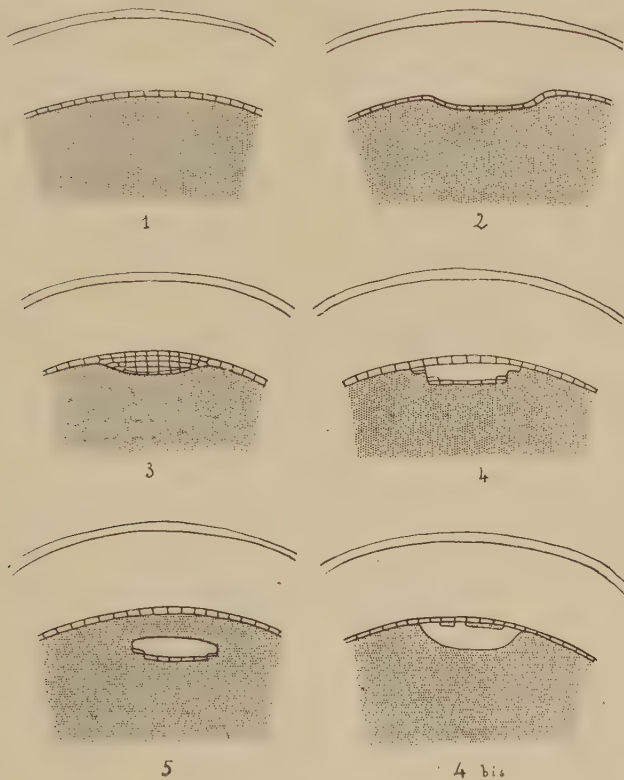


Fig. 18. — Formation des flots criblés interligneux chez les *Aquilarioideae* (schéma). 1 à 5, avec dédoublement d'un arc cambial ; 4 bis, sans dédoublement.

sonnements avant qu'aucun élément soit lignifié en dehors de lui ; il s'établit donc de bonne heure (fig. 18-4).

b. *Différenciation des éléments du tissu criblé inclus.* — L'existence de cet arc interne précoce m'avait fait penser, tout d'abord, à lui attribuer une importance prépondérante dans la formation des jeunes cellules d'où dérivent les tubes criblés ; si cette hypothèse était vraie, le tissu criblé inclus serait produit par le bord externe d'un arc générateur et devrait être qualifié *liber inclus*.

Mais il existe des faits essentiels qui s'opposent à cette interprétation. En multipliant les observations, j'ai pu voir à plusieurs reprises des tubes criblés dans un état de différenciation assez avancé, au milieu du tissu produit manifestement par le bord interne du cambium et à peu de distance de celui-ci ; on n'aperçoit en dedans de ces tubes criblés aucune trace de l'existence d'un arc générateur interne. Il y a donc de nombreux cas, observés avec précision, où l'origine des îlots criblés inclus est, histogéniquement, ligneuse (fig. 18-4 bis).

En résumé, les faisceaux criblés inclus dans le bois secondaire comprennent des tubes criblés différenciés à partir de parenchyme ligneux secondaire, provenant du bord interne du cambium.

Renferment-ils aussi des tubes criblés produits par les arcs générateurs internes ? Ces derniers étant apparus dans du parenchyme secondaire produisent des tissus tertiaires. Mais la durée du fonctionnement de ces arcs internes ne peut être que très courte : en effet, la présence du bois rigide empêche le jeune faisceau de s'accroître vers l'intérieur ; du côté externe, l'arc générateur externe produit aussi des cellules ligneuses vers l'intérieur. Les faisceaux inclus ne peuvent donc s'épaissir ; ceci explique que leur bord interne soit formé de cellules aplaties suivant le rayon, même lorsqu'ils sont âgés : l'assise parenchymateuse interne a commencé à prendre des cloisons tangentielles, mais la compression a empêché les jeunes cellules ainsi formées d'acquérir une dimension normale.

On doit donc conclure que le rôle des arcs générateurs internes est peu important.

c. *Fonctionnement des tubes criblés dans les faisceaux inclus.* — La différenciation des tubes criblés dans les îlots a lieu dans certains cas (exemple : *Gyrinopsis brachyantha*), dans des éléments séparés de l'assise génératrice normale par sept ou huit assises de cellules.

Si l'on considère l'épaisseur des cals dans les îlots les plus voisins du centre, on voit que les faisceaux criblés, situés dans une certaine zone en dedans de l'assise génératrice normale ont seuls un rôle conducteur important. Au cours

de leur évolution, les faisceaux inclus ne fonctionnent donc que pendant un temps déterminé.

d. *Causes de la formation des faisceaux criblés inclus.* — On doit se demander tout d'abord si les faisceaux criblés inclus constituent un caractère héréditaire, ou seulement un caractère qui apparaît dans certaines circonstances.

Ayant remarqué la présence fréquente de périthèces de plusieurs *Pyrenomyces* dans l'écorce des branches de certaines de ces plantes, j'avais pensé que l'apparition de cette structure anormale pourrait être due au parasitisme. Mais, dans la sous-famille des *Aquilarioideæ*, l'existence de cette structure est absolument constante, qu'il y ait ou non des parasites ; on peut seulement remarquer que cette disposition des tissus conducteurs est favorable pour la plante, en cas d'attaque des parasites, puisqu'elle éloigne de la périphérie les vaisseaux conducteurs de la sève élaborée.

Chez les *Linostoma*, *Lophostoma* et *Synaptolepis*, ainsi que je l'ai signalé, la présence de ces faisceaux inclus est beaucoup moins constante à l'intérieur du genre ; leur apparition est toujours plus tardive (les jeunes rameaux n'en présentent pas) ; enfin ces plantes sont généralement grimpantes, — alors que les *Aquilarioideæ* sont des arbres, — et l'on sait que, chez les Lianes, la présence de tissu criblé inclus dans le bois secondaire est presque normale.

En résumé, la présence de faisceaux criblés inclus dans le bois secondaire paraît fixe chez les *Aquilarioideæ*, accidentelle chez les *Thymelæoideæ*.

CONCLUSION.

J'ai montré que les îlots de tissu mou, observés dans le bois secondaire d'un certain nombre de plantes de la famille, renfermaient bien des tubes criblés. Ils forment donc des faisceaux conducteurs de la sève élaborée qu'on ne rencontre que dans les rameaux feuillés ordinaires, à l'exclusion des pédoncules floraux.

Sur les coupes transversales, ces faisceaux se montrent

disposés sur une spirale. Ils forment dans l'épaisseur du bois secondaire une sorte de réseau en treillis.

Quant à leur importance comme tissu conducteur, elle résulte du fait qu'ils constituent le prolongement direct du liber des feuilles. Chez les *Aquilarioideæ*, on n'observe même pratiquement pas de tubes criblés dans le tissu qui correspond topographiquement au liber. On sait déjà que les plantes pourvues de « liber interne » ou « interligneux » présentent peu de tubes criblés dans leur liber normal ; mais ce fait est encore exagéré dans le cas présent. Il n'y a guère que les Monocotylédones pourvues d'un cambium péryclicique, comme les *Dracæna*, *Yucca*, *Aloe*, qui soient totalement dépourvues de tubes criblés en dehors du cambium.

Les éléments que renferment les faisceaux criblés interligneux sont ceux du liber normal : tubes criblés avec cellules compagnes, parenchyme et fibres.

Ces faisceaux se différencient dans des échancrures du bois secondaire, où le cambium, primitivement « en retard » à cet endroit, forme des arcs de méristème épais de plusieurs assises. Il existe aussi des dédoublements de certains arcs du cambium : les « arcs générateurs internes » apparaissent parfois de bonne heure, mais leur ôle est peu important, contrairement à ce qui se produit chez certaines Malpighiacées (*Banisteria*) et Acanthacées (*Mendoncia*). Le mode de formation des faisceaux criblés inclus chez les Thyméléacées peut être comparé à celui qu'on observe chez certaines Lianes [*Thunbergia* (Acanthacées), *Dicella* (Malpighiacées)].

Le rôle physiologique de ces faisceaux est manifestement de remplacer le liber normal, en totalité ou en partie. Il n'est pas inutile de remarquer qu'ils sont mieux protégés, de par leur situation ; d'autre part, les liquides qu'ils transportent peuvent se rendre dans les régions externes par l'intermédiaire du parenchyme et des rayons du bois, dont les cellules ont des ponctuations larges. Enfin, quand ils ont cessé de jouer un rôle conducteur, peut-être acquièrent-ils celui de réserve par les cellules de leur parenchyme.

TISSUS CONDUCTEURS DANS LES TIGES SOUTERRAINES

Ce chapitre a pour objet d'exposer une observation isolée, mais néanmoins importante, parce qu'elle concerne une de ces anomalies dans la disposition des tissus conducteurs, dont plusieurs autres sortes ont été étudiées ci-dessus.

Il s'agit de la structure anormale des rhizomes âgés d'une espèce de *Daphne*, le *D. Gnidium* L.

Pour comprendre l'intérêt de cette structure, il est nécessaire de considérer d'abord celle d'une espèce voisine dont le rhizome n'a rien de bien particulier, comme, par exemple, le *D. Laureola* L.

La tige souterraine de cette dernière espèce est nettement renflée. Si l'on pratique des coupes dans cette partie, on constate qu'elle diffère de la tige aérienne par les caractères anatomiques suivants : parenchyme cortical épais dont les cellules renferment beaucoup d'eau et de grains d'amidon ; pas de liber interne ; pas de moelle ; vaisseaux peu nombreux dans le bois.

Ces caractères sont généraux chez les rhizomes, comme l'a montré M. Costantin (1).

La tige souterraine du *D. Gnidium* présente, au contraire, une structure toute particulière.

Considérons-la d'abord chez de jeunes plants : la coupe transversale montre l'absence de moelle, le bois faiblement lignifié entouré par un cambium circulaire, le liber formé surtout de cellules de parenchyme remplies de grains d'amidon.

Chez certains exemplaires, la lignification s'étend à la totalité du bois.

Chez d'autres, au contraire, les groupes de cellules lignifiées

(1) Et. comp. des tiges aér. et sout. des Dicot. (*Ann. Sc. Nat.*, 1883).

sont isolés au sein d'un parenchyme cellulosique. Ces groupes sont formés d'un nombre très variable d'éléments. Autour de chacun d'eux, des arcs générateurs de nouvelles cellules se forment dans le parenchyme cellulosique. Ces arcs, en s'étendant, finissent par former des assises continues autour de chaque groupe lignifié.

En même temps, le cambium normal, distendu par l'épaississement des parties centrales, se fragmente. Les arcs générateurs, ainsi séparés les uns des autres, incurvent leurs deux bords, qui finissent par se rejoindre en dedans des faisceaux d'éléments lignifiés les plus externes.

Pour parler avec plus de rigueur, ce sont des éléments du parenchyme entourant ces faisceaux qui acquièrent la propriété de se diviser activement, et toujours dans la même direction. Ils prolongent ainsi l'arc générateur, qui formait auparavant une partie du cambium unique.

L'ensemble des observations montre que tous ces changements se produisent dans les rhizomes âgés de plus d'un an, assez gros (15 millimètres), probablement au printemps, époque de grande activité des assises génératrices.

Les plus gros rhizomes (2-3 centimètres) finissent par présenter la structure suivante :

Le pourtour est formé par une dizaine d'assises de liège. En dedans, l'aspect de la coupe transversale rappelle, à un examen superficiel, la structure polystélisque de certaines Fougères arborescentes. Mais la différence entre les deux types est fondamentale : tandis que, chez ces dernières, les stèles multiples sont dans l'écorce ; dans le cas qui nous occupe, les faisceaux circulaires libéro-ligneux sont simplement dans le parenchyme du bois.

Ces faisceaux sont donc seulement des *pseudo-stèles*.

Les pseudo-stèles sont dépourvues de moelle. Leur région centrale comprend des vaisseaux ponctués, des fibres lignifiées, dont quelques-unes sont plus courtes, larges (60 μ), à lumière étroite, et ne se colorent pas de la même façon que les autres par les réactifs, et enfin des cellules de parenchyme. Elle est entourée par une assise génératrice libéro-ligneuse.

La région externe comprend réellement des tubes criblés.

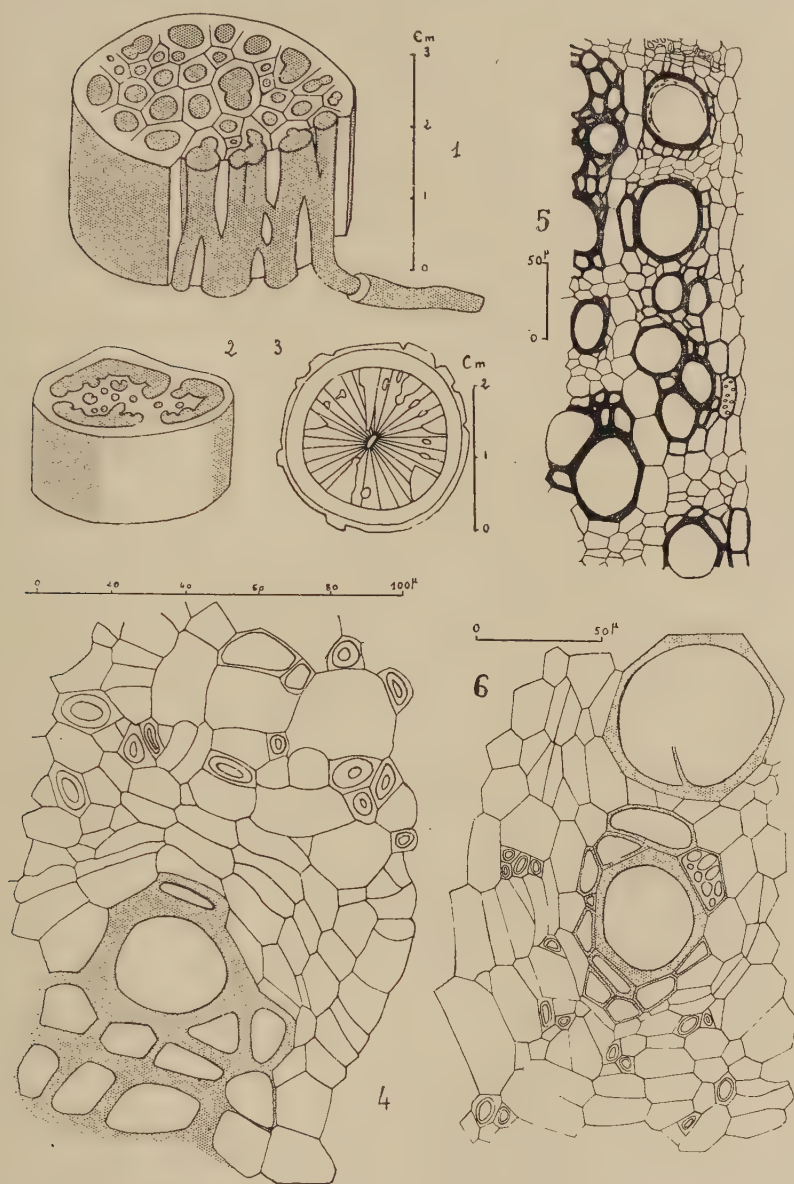


Fig. 18 bis. — 1, rhizome décortiqué en partie jusqu'au bois des pseudo-stèles externes pour montrer l'entrée d'une racine et les anastomoses ; 2, coupe vers l'extrémité éloignée des parties aériennes ; 3, coupe vers la base d'une grosse tige aérienne, avec des coins et des îlots de parenchyme cellulosique ; 4, portion de l'assise génératrice libéro-ligneuse d'une pseudo-stèle voisine du centre, et tissus voisins (vus au microscope) ; 5, portion du bois d'un jeune rhizome ; en haut, le cambium. Le bois comprend des cellules lignifiées et du parenchyme cellulosique ; 6, *idem*. Naissance d'une assise génératrice dans le parenchyme cellulosique qui entoure un groupe de cellules lignifiées,

Les cribles se trouvent à la fois sur les cloisons terminales et latérales des articles. On y voit aussi des fibres de plusieurs sortes et beaucoup d'éléments de réserve. Cette région externe est partagée en faisceaux par des rayons de parenchyme.

Un même rayon de parenchyme traverse souvent bois et liber de plusieurs pseudo-stèles successives.

Les pseudo-stèles s'anastomosent entre elles.

Aux deux bouts du rhizome, elles tendent à se fusionner en un seul anneau libéro-ligneux rappelant une structure normale.

La base de la tige aérienne montre dans le bois de nombreux coins de parenchyme, qui amorcent la structure du rhizome.

Les racines se joignent au rhizome en y formant une des pseudo-stèles externes. Cette dernière s'anastomose avec les autres 1 à 2 centimètres plus loin. Les faisceaux de fibres de la racine ne se continuent pas dans le rhizome.

Les descriptions qui précèdent montrent que l'anomalie de structure du rhizome résulte de l'apparition d'assises génératrices surnuméraires dans le bois secondaire et de la fragmentation du cambium primitif.

Ces phénomènes sont-ils normaux ou pathologiques? On sait que diverses lésions, soit mécaniques, soit dues à des parasites, sont capables d'amener à devenir générateurs certains tissus qui ne le sont pas dans des circonstances normales. La recherche de ces causes possibles de l'anomalie de structure s'imposait donc. Son résultat a été négatif. Ni le rhizome, ni les racines ne paraissent renfermer de filaments mycéliens, ni de parasites animaux.

D'un autre côté, l'étude bibliographique de cette question m'a montré qu'une structure analogue avait été observée chez un autre *Daphne*. Il s'agit d'une plante des districts de Kursk-Orel (U. R. S. S.), le *D. Julia* K. Pol., étudié par V. Lashevsky (1). Son rhizome est cannelé, et les coupes transversales montrent que les tissus fibro-vasculaires y sont disposés suivant des figures lobées.

(1) On the liane struct. in the subt. stem of *D. Julia* K. Pol. (*Bull. Soc. Nat Voronège*, 1925, 1).

L'auteur s'inspire d'une théorie mise en avant par Jeffrey, dans son livre *Anatomy of woody plants*, pour voir dans cette disposition le témoignage de la vie anciennement épiphyte de cette plante.

Je rappelle ici que des plantes grimpantes des genres *Linostoma*, *Lophostoma* et *Synaptolepis* présentent des anomalies dans le développement de leurs tissus « secondaires ». Il est donc permis de considérer des anomalies de cet ordre comme dues au caractère grimpant, quand on les rencontre chez d'autres plantes de cette famille. Toutefois, on ne s'explique pas comment le rhizome aurait conservé les traces d'une structure qui ne s'observe nullement dans la tige aérienne.

Si l'on se place à un autre point de vue, on remarque combien la structure anormale du rhizome, au moins chez le *D. Gnidium*, rend plus facile la migration des réserves, tout en protégeant les tissus les plus centraux contre les agents destructeurs externes.

C'est à ce résultat que semblent servir, en définitive, toutes les anomalies de structure que nous avons observées dans la tige.

Plusieurs autres genres de Thyméléacées sont composés de plantes pourvues de rhizomes. La plupart de ces plantes habitent les steppes (*Stellera*, *Gnidia*). Il serait intéressant d'étudier la structure de ces rhizomes ; malheureusement, je n'ai pu me les procurer. Je puis seulement signaler que la partie souterraine de certains *Gnidia* présente des inclusions parenchymateuses cellulósiques analogues à celles de la base de la tige de *Daphne Gnidium*.

Note. — Après la rédaction de ce chapitre, j'ai découvert que l'anomalie de structure du rhizome de *Daphne Gnidium* avait déjà été signalée dans un mémoire sur la végétation des Iles Canaries [Lindinger (1)]. Mes observations apportent néanmoins de nouveaux détails, et je crois utile de les exposer quand même ici.

(1) Vorl. Mitteil. üb einige Ergebnisse meiner zweiten Kanarienreise (*Bot. Arch.*, p. 263-276, 1923-1924).

ÉTUDE ANATOMIQUE DE LA FLEUR

La fleur des Thyméléacées est formée d'un tube périgyne plus ou moins allongé, qui se divise au sommet en quatre ou cinq lobes. Chez un certain nombre de genres, elle porte en outre des écailles pétaloïdes insérées à la gorge.

Comment interpréter l'existence de ce périanthe tubuleux dans l'hypothèse, universellement admise aujourd'hui, qui considère la fleur comme un bourgeon différencié ?

La plupart des botanistes pensent que les périanthes ont toujours une origine appendiculaire ; cependant la constitution des périanthes tubuleux n'est pas encore parfaitement expliquée. Depuis Van Tieghem et G. Bonnier (1, 2), on attribue une nature axile à la portion de la coupe florale située au-dessous de l'« arête circulaire de rebroussement » des faisceaux, et une origine appendiculaire à la portion située au-dessus de cette arête. Cette interprétation repose sur l'hypothèse, peut-être insuffisamment confirmée, que chaque faisceau du réceptacle floral correspond à quelques appendices déterminés à l'exclusion des autres, et chaque faisceau secondaire s'écartant de l'un des premiers a un appendice distinct. Il est néanmoins intéressant de rechercher, par cette méthode, la valeur morphologique des organes qui nous occupent et d'en comparer les résultats avec ceux obtenus par d'autres voies.

Peu d'auteurs ont étudié jusqu'ici la fleur des Thyméléacées à ce point de vue.

Payer (3) a constaté que le tube floral se creusait tardivement chez le *Pimelea ligustrina*. D'après lui, ce tube est de nature réceptaculaire.

Col (*loc. cit.*) a étudié la fleur du *Daphne Mezereum*. Il fait

(1) Anat. de la Rose (*Bull. Soc. Bot.*, 1878).

(2) Anat. de la Rose à prolif. centr. (*Bull. Soc. Bot.*, 1881).

(3) Traité d'organogénie comparée de la fleur, p. 481, Paris, 1857.



Fig. 19. — Fleur du *Struthiola striata*. — A, diagramme (1 bractée, 2 bractéoles, 4 lobes, 4 écailles, 4 étamines, ovaire) ; B, coupe long. : 1, 2, 3, 4, 5, niveaux des coupes transv. 1, 2, 3, 4, 5 ; C, coupe transv. de la base d'une écaille ; D, coupe long. d'un bouton, montrant : le tube non encore allongé ; la présence d'une zone moins différenciée (articulation) à la base ; les faisceaux de l'ovaire se séparant dès la base de la fleur ; les faisceaux des écailles déjà différenciés ; E, coupe longit. de la partie supérieure de 1^{re} fleur.

remarquer que les faisceaux du tube sont formés par la fusion de ceux qui proviennent des lobes avec ceux qui proviennent des étamines.

Gilg (*loc. cit.*) considère le tube floral des Thyméléacées comme un réceptacle, et les écailles comme des pétales

L'opinion de Heintze (*loc. cit.*) est un peu différente. Pour cet auteur, les écailles correspondraient à des stipules. Une objection à cette idée se présente immédiatement à l'esprit : les feuilles ordinaires étant toujours dépourvues de stipules dans cette famille, il serait étrange qu'on en rencontrât exclusivement dans certaines feuilles florales.

Cet exposé montre bien que la nature du tube floral et celle des écailles sont loin d'être bien connues.

J'ai donc fait l'étude anatomique des fleurs et des boutons chez vingt-deux genres de la famille. J'ai pu observer ainsi, tout d'abord, que la disposition des faisceaux correspondant aux verticilles externes se ramène à quatre types principaux. Je décrirai donc premièrement quatre espèces caractéristiques, puis signalerai les caractères particuliers qui se rencontrent chez d'autres espèces.

PREMIER TYPE : *Struthiola striata* Lam.

a. — Marche des faisceaux dans la fleur à l'anthèse.

1. PÉDICELLE. — La structure du pédicelle est différente au-dessous de l'articulation de ce qu'elle est au-dessus.

Au-dessous de l'articulation, la coupe transversale montre huit faisceaux formés de bois, de liber externe et de liber interne, disposés suivant un cercle et presque accolés. Le bois comprend des vaisseaux ponctués.

Au-dessus de l'articulation, les faisceaux sont mieux individualisés. Outre les huit précédents, on voit, en dedans d'eux, deux petits faisceaux libéro-ligneux opposés et irréguliers destinés à l'ovaire. Les faisceaux de l'ovaire se séparent donc dans le pédicelle. En outre, à ce niveau, les vaisseaux du bois sont tous annelés ou spiralés.

L'articulation du pédicelle se distingue nettement dans les

boutons ; elle est moins bien visible dans la fleur. Elle est formée de trois à quatre assises superposées, en voie de division active. Les faisceaux y sont plus ou moins nettement interrompus. Les bractéoles attachées sur le pédicelle ne doivent pas être considérées comme faisant partie de la fleur, car elles s'insèrent au-dessous du niveau de cette articulation.

2. PÉRIANTHE. — Renferme huit faisceaux disposés suivant un cercle, concentriques (bois au centre) et sans fibres à la base, collatéraux et pourvus de fibres externes à la partie supérieure. Les quatre faisceaux allant aux étamines ne sont formés que de liber et se détachent des précédents un peu au-dessous de l'insertion des filets.

A la gorge du tube, chacun des huit premiers faisceaux se divise en un certain nombre de fascicules. Ceux de ces derniers qui proviennent de faisceaux correspondant aux lobes passent pour la plupart dans les lobes, mais quelques-uns d'entre eux vont dans les écailles. Inversement, quelques-uns des fascicules provenant de faisceaux opposés aux écailles passent dans les lobes. L'individualisation des faisceaux situés dans le tube floral n'est donc que relative.

3. LOBES. — Les faisceaux, ramifiés et anastomosés, sont collatéraux, avec des fibres externes.

4. ÉCAILLES. — A la base, elles renferment dans leur partie centrale cinq à six fascicules ligneux et dix à douze fascicules libériens. Quant à leur partie supérieure, elle est formée simplement de parenchyme.

5. ÉTAMINES. — Le filet et le connectif sont parcourus par un petit faisceau libérien qui se rattache à un faisceau du périanthe, comme il a été expliqué.

6. PISTIL. — L'ovaire, porté par un pied court, est surmonté d'un style portant à mi-hauteur du tube floral un stigmate renflé et fendu. La loge unique est petite. L'ovaire est parcouru par deux faisceaux libéro-ligneux placentaires, et parfois par un troisième faisceau opposé au placenta.

7. Le DISQUE HYPOGYNE est dépourvu de vaisseaux.

b. — Développement des boutons.

Le tube floral peut être considéré comme formé de deux parties dont la croissance ne se fait pas simultanément.

La partie située au-dessus de l'insertion des filets renferme de douze à seize faisceaux, visibles sur les coupes transversales; elle acquiert sa longueur définitive, ou presque, dès le début de la croissance des boutons.

La partie de beaucoup la plus longue dans la fleur adulte, située au-dessous de l'insertion des filets, ne renferme que huit faisceaux; elle est très peu développée dans les boutons et ne s'allonge que tardivement. Ses cellules sont nettement moins hautes vers sa base, qui doit être la partie par où se fait l'accroissement.

Les premières pièces qui se forment dans les boutons sont les lobes, qui présentent dès le début une différenciation assez avancée.

Au contraire, les écailles ne se développent que beaucoup plus tard, à peu près en même temps que les étamines et l'ovaire. Dès leur apparition sous forme de mamelon, les faisceaux libéro-ligneux de leur base sont déjà nettement visibles.

Les dernières pièces qui se développent sont la partie inférieure du tube et le disque hypogyne.

La base du tube floral, — partie développée tardivement, — persiste autour du fruit sous forme d'induvie, tandis que les parties supérieures sont caduques. Cette transformation se fait sans augmentation du nombre des assises cellulaires en épaisseur. Cette induvie était déjà connue depuis longtemps, mais on n'avait jamais remarqué qu'elle correspondait à la partie du tube floral développée tardivement dans les boutons.

CONCLUSION.

De cette étude, je retiendrai surtout les faits suivants :

Accroissement tardif de la partie inférieure du tube ;

Nombre des faisceaux libéro-ligneux différent dans les deux parties ;

Individualisation des faisceaux de l'ovaire dans le pédicelle floral ;

Existence d'un verticille de gros faisceaux alternes avec les lobes.

Ces caractères amènent à envisager la constitution de la fleur du *Struthiola striata* de la façon suivante :

Les écailles, qui correspondent aux gros faisceaux alternes avec les lobes et en reçoivent la plus grande partie de leurs vaisseaux, peuvent être considérés comme les sommets d'un verticille de pétales rudimentaires. Les bases soudées des sépales, pétales et étamines, constituent le tube floral.

Parmi les huit gros faisceaux libéro-ligneux qu'on trouve dans la partie inférieure du tube, les quatre qui sont opposés aux lobes ont conservé la trace d'un verticille externe d'étamines complètement avortées, trace représentée par le liber interne de ces faisceaux.

Les quatre faisceaux alternes avec les lobes correspondent aux écailles ou pétales et aux quatre étamines alternisépales, dont les faisceaux purement libériens viennent s'accoler sous forme de liber interne aux faisceaux descendant des écailles.

Les échanges de fascicules, à la gorge du tube, entre les faisceaux des écailles et ceux des lobes, ne contredisent pas cette interprétation, car ils sont peu importants et peuvent être considérés comme de simples anastomoses.

Enfin l'individualisation des faisceaux de l'ovaire dans le pédicelle floral et l'absence de rebroussement des faisceaux de la fleur montrent que le tube est d'origine purement appendiculaire et ne représente que le péricarpe de la fleur. L'idée de considérer ce tube comme un réceptacle doit donc être abandonnée.

Quant au nombre des faisceaux, différent dans les deux parties du tube, et au développement tardif de la partie inférieure, ils proviennent sans doute de ce que la partie supérieure du tube est formée par la concrescence des limbes des feuilles florales externes et la partie inférieure par celle des pétioles.

DEUXIÈME TYPE : **Daphne Gnidium** L.*a. — Marche des faisceaux dans la fleur à l'anthèse.*

1. PÉDICELLE. — L'articulation est située très peu au-dessous de la base de la fleur. Le pédicelle sus-articulaire est donc très court.

Si l'on y pratique une coupe transversale, on voit un cercle externe de huit faisceaux libéro-ligneux (concentriques), et un cercle interne libéro-ligneux, où le nombre des faisceaux est plus mal défini, et qui correspond au pistil.

Cette structure annonce nettement celle de la fleur elle-même et permet de considérer la région sus-articulaire du pédicelle comme un prolongement de la base de la fleur.

Au contraire, la partie sous-articulaire renferme un anneau libéro-ligneux continu et des faisceaux criblés intraligneux.

2. TUBE FLORAL. — La base du tube renferme huit faisceaux concentriques disposés sur un cercle. Au-dessous et près de l'insertion des étamines inférieures, qui sont alternes avec les lobes, on voit les quatre faisceaux alternisépales se diviser dans le sens radial en deux faisceaux chacun. Le plus externe est libéro-ligneux et collatéral ; le plus interne est simplement libérien et passe dans le filet.

Entre les insertions des deux verticilles d'étamines, les faisceaux qui viennent ainsi de se ramifier subissent une nouvelle division, mais cette fois dans le sens tangentiel ; ils se ramifient de cette manière en deux faisceaux libéro-ligneux ou davantage, concentriques ou collatéraux.

Si l'on fait une coupe transversale encore un peu plus haut, au-dessous de l'insertion des étamines supérieures sur le tube, on voit les faisceaux opposés aux lobes, faisceaux qui étaient restés simples jusqu'ici, se diviser à leur tour.

Le faisceau externe ainsi produit est collatéral ; le faisceau interne est formé seulement de liber et passe dans le filet de l'étamine correspondante.

Au-dessus, le faisceau externe se ramifie en plusieurs branches qui desservent les lobes.

Mais, que deviennent les fascicules provenant de la ramification des quatre gros faisceaux alternes avec les lobes? L'examen des coupes montre qu'ils passent aussi dans les lobes, de telle sorte que chacun des quatre faisceaux vascularise par moitié deux lobes différents.

On remarque : d'une part, qu'il manque à cette fleur un verticille de pièces florales, puisque les étamines supérieures sont opposées aux lobes ; d'autre part, que le nombre des faisceaux dans le tube floral correspond à deux verticilles externes.

3. Dans les LOBES, les faisceaux sont collatéraux. La fleur des *Daphne* est dépourvue d'écailles analogues à celles des *Struthiola*.

Le pistil est parcouru par plusieurs faisceaux libéro-ligneux, dont deux gros dans la région placentaire.

Le disque hypogyne est desservi par quelques vaisseaux, venant des faisceaux des lobes.

b. — Développement des boutons.

Comme chez le *Struthiola striata*, mais d'une façon moins marquée, le tube floral se divise en deux parties, qui se développent successivement, la partie supérieure la première, la partie inférieure ensuite.

On remarque que les faisceaux alternes avec les lobes apparaissent dans les boutons après les faisceaux opposés à ceux-ci, ce qui indique qu'ils représentent un verticille plus interne. Si l'on rapproche ce fait du niveau de leur division tangentielle, qui est très inférieur à celui où se ramifient les faisceaux opposés aux lobes ; si l'on considère, d'autre part, que le verticille extérieur d'étamines est opposé à ces derniers, tandis que les pièces de deux verticilles successifs sont généralement alternes, on est amené à penser que le verticille manquant présente une ébauche, sous la forme d'un verticille de faisceaux du tube. Chacun de ces faisceaux, qui représente ainsi la « trace » d'une feuille, se divise à sa partie supérieure en deux phyllomes, concrescents chacun avec un lobe différent.



Fig. 20. — Développement des boutons chez le *Daphne Gnidium*. — 1, 2, 3, 4, stades successifs. L'ovule, d'abord inséré à la base du placenta, finit par être attaché à sa partie supérieure et pendant. Le tube s'allonge tardivement. Une « articulation » persiste à la base de la fleur. C'est à ce niveau que se séparent les faisceaux de l'ovaire.

COMPARAISON DES FLEURS DE *Struthiola striata* ET DE *Daphne Gnidium*.

1. PÉDICELLE. — Les pédicelles sont articulés dans les deux espèces, mais à des hauteurs différentes. Alors que l'articulation est visible extérieurement chez le *Daphne*,

elle ne peut être décelée chez le *Struthiola* que par l'étude anatomique.

La coupe transversale de la partie sus-articulaire est très semblable dans les deux espèces et diffère nettement de la partie sous-articulaire.

2. PÉRIANTHE. — a. *Tube floral*. — On observe à la base le même nombre de faisceaux, concentriques, dans les deux

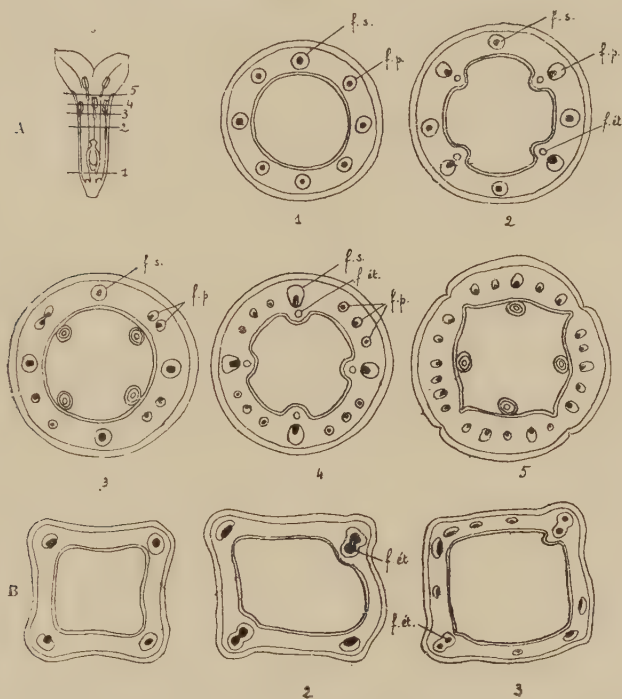


Fig. 21. — A. fleur du *Daphne Gnidium*. Coupe long. : 1, 2, 3, 4, 5, niveaux des coupes transv. 1, 2, 3, 4 et 5; — f. s., faisceaux médians des lobes; f. p., faisceaux alternes; f. ét., faisceaux staminaux. — B. 1, 2, 3. *Pimblea flava* R. Br. Coupes transv. successives, de la base au voisinage de la gorge du tube floral.

espèces ; mais ils ne sont accompagnés de fibres que chez le *Struthiola*.

Les faisceaux des étamines sont accolés sous forme de liber interne aux huit faisceaux libéro-ligneux du tube chez le *Daphne*. Chez le *Struthiola*, où il n'y a que quatre étamines, les huit faisceaux sont quand même accompagnés de liber interne dans le tube.

b. *Écailles*. — Les *Daphné* sont dépourvus d'écaille ; mais les faisceaux qui correspondent chez eux aux faisceaux des écailles des *Struthiola* se ramifient, comme chez ces dernières plantes, au-dessus de l'insertion des étamines inférieures, qui sont alternes avec les lobes.

Dans l'*ovaire*, les principaux faisceaux sont toujours les deux placentaires.

Le *disque hypogyne*, qui n'a pas de vaisseaux chez le *Struthiola*, en présente quelques-uns chez le *Daphné*.

3. DÉVELOPPEMENT DES BOUTONS. — L'allongement du tube floral s'opère de la même façon, en deux stades, chez les deux fleurs. L'allongement de la partie inférieure se fait tardivement.

TROISIÈME TYPE : *Pimelea flava* R. Br.

C'est une petite plante suffrutescente de l'État de Victoria (Australie), à feuilles opposées et à inflorescence capitée terminale entourée par un involucre de quatre bractées. Cette espèce appartient au sous-genre *Eupimelea* Meissn. sect. *Dithalamia* Benth. ; ses fleurs sont souvent unisexuées.

a. — *Marche des faisceaux dans la fleur à l'anthèse.*

1. PÉDONCULE. — Le pédoncule renferme un anneau libéro-ligneux, continu à la base, qui se fragmente plus haut en un grand nombre d'arcs. Chacun de ces arcs se ferme en anneau et passe dans un pédicelle. De nombreuses coupes intermédiaires montrent que le liber circummédullaire du pédoncule se rattache dans les pédicelles à des faisceaux situés en dehors du bois.

2. PÉDICELLE. — Le pédicelle est articulé un peu au-dessous de la base de la fleur. Au-dessous de l'articulation, les tissus conducteurs sont disposés en deux arcs libéro-ligneux opposés ; au-dessus, ils sont disposés en quatre faisceaux.

3. TUBE FLORAL. — Il présente, en coupe transversale, une

forme carrée. Dans les types déjà étudiés, le nombre des faisceaux du tube était double de celui des lobes du périanthe; chez le *Pimelea*, on a, pour quatre lobes, quatre faisceaux, tous concentriques. Deux de ces faisceaux envoient aux deux étamines un petit faisceau libérien; puis tous les faisceaux se ramifient pour passer dans les lobes.

4. ÉTAMINES. — Le filet, allongé et décurrent, est parcouru par un petit faisceau libérien.

5. PISTIL. — La région placentaire est parcourue par deux petits faisceaux libéro-ligneux, qui deviennent opposés dans le pied.

b. — Développement des boutons.

Comme dans les fleurs déjà étudiées, l'allongement de la partie inférieure du tube se produit tardivement. Il est dû à la multiplication des cellules situées au-dessous de l'insertion des filets et à l'allongement de tous les éléments du tube, qui sont moitié plus courts dans le bouton que dans la fleur épanouie.

SOUS-FAMILLE DES « OCTOLEPIDOIDEÆ ».

QUATRIÈME TYPE : **Octolepis Flamignii** de Wild.

Cette plante est un petit arbre du Gabon, à feuilles alternes. Les fleurs ont un réceptacle plan, quatre sépales, dix écailles, dix étamines et un ovaire supère à cinq loges uniovulées.

a. — Marche des faisceaux dans la fleur à l'anthèse.

1. PÉDONCULE. — La structure du pédoncule est analogue à celle des rameaux de la plante : anneau libéro-ligneux continu, pas de liber interne, nombreuses fibres péricycliques à parois épaisses formant un anneau presque continu; assise subéro-phellodermique dans l'écorce et poches sécrétrices.

2. PÉDICELLE. — Le pédicelle renferme dix faisceaux libéro-ligneux dépourvus de liber interne et plongés dans un parenchyme central à petits éléments.

3. PÉRIANTHE. — Il n'y a pas de *tube floral* comme chez les autres Thyméléacées. Les quatre sépales renferment, au milieu d'un parenchyme un peu collenchymateux, trois ou quatre petits faisceaux vasculaires (vaisseaux ligneux spiralés).

Les écailles sont dépourvues de faisceaux vasculaires.

Dans le réceptacle, les faisceaux décrivent une courbe aplatie : en montant du pédicelle, ils se dirigent d'abord vers l'extérieur, où ils se divisent en deux ; puis les faisceaux-fils externes passent dans les sépales, tandis que les autres reviennent vers le centre pour monter dans l'ovaire.

4. ÉTAMINES. — Chaque filet est parcouru par un faisceau libéro-ligneux (deux vaisseaux de bois annelés-spiralés).

5. OVAIRE. — Dans l'ovaire, les faisceaux vasculaires s'arrêtent à une faible hauteur.

b. — Développement des boutons.

Il ne présente rien de particulier, si ce n'est le développement tardif des écailles et des filets des étamines.

Autres genres.

Ils se rapprochent tous des deux premiers types décrits (*Struthiola* et *Daphne*).

1. PÉDONCULES ET PÉDICELLES. — Les coupes de pédoncules ou de pédicelles au-dessous de l'articulation florale montrent une structure qui rappelle celle des jeunes rameaux (présence de liber interne, etc.).

L'articulation du pédicelle est signalée par un étranglement et un double bourrelet (ex. *Linostoma decandrum* Wall.), par un étranglement et un changement de diamètre (ex. *Pen-*

tathymelæa thibetensis H. Lec.), par un changement de diamètre (ex. *Daphne Mezereum*), ou n'est pas visible extérieurement. Au point de vue anatomique, il y a chez toutes

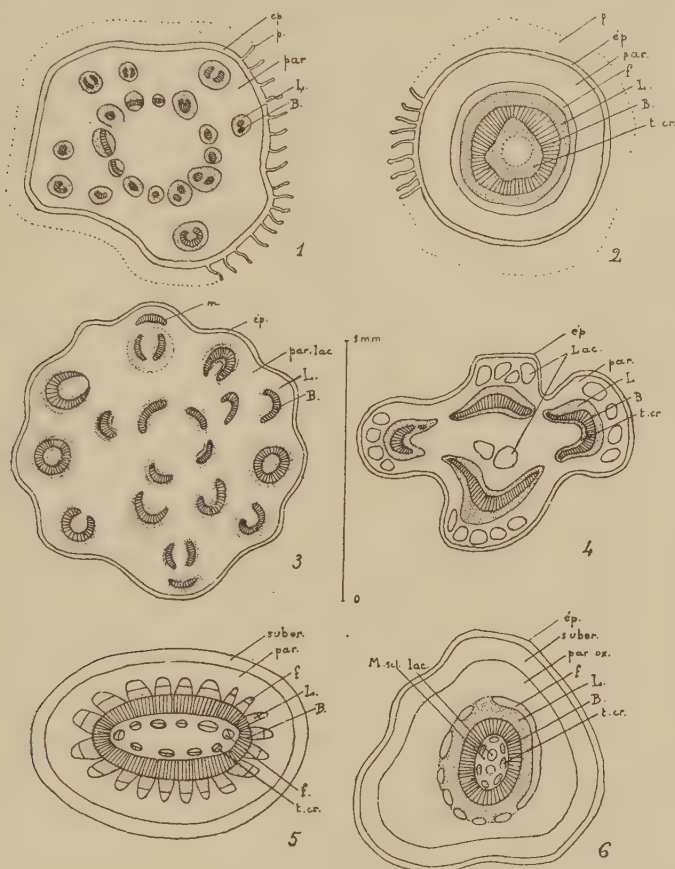


Fig. 22. — Structure des pédoncules floraux (coupes transv.). — 1. *Pimelea flava*. L'anneau libéro-ligneux se divise en anneaux-fils qui passeront dans les pédicelles: ép., épiderme; p., poils; par., parenchyme; L., liber; B., bois. — 2. *Gnidia imbricata*: f., fibres; t. cr., tissu criblé interne. — 3. *Gnidia anthylloides*: m., méristèle de la bractée; par. lac., parenchyme lacuneux. — 4. *Wikstroemia canescens*: lac., lacunes. — 5. *W. indica*. — 6. *Lachnæa densiflora*: m. scl., moelle en partie sclérifiée; par. ox., parenchyme à oxalate de calcium.

les fleurs étudiées, quand elles sont assez jeunes, à une certaine hauteur dans le pédicelle, un niveau complètement méristématique qui représente l'articulation. La place de l'articulation n'est pas fixe dans la famille (ainsi, elle est très près de la base de la fleur chez les *Daphne* et au milieu du pédicelle chez les *Linostoma*).

Les coupes de pédicelles au-dessus de l'articulation montrent des faisceaux isolés, disposés sur un cercle ou sur

plusieurs cercles concentriques. Le nombre de ces faisceaux correspond à celui des faisceaux de la fleur, et leur structure est analogue à celle de ces derniers.

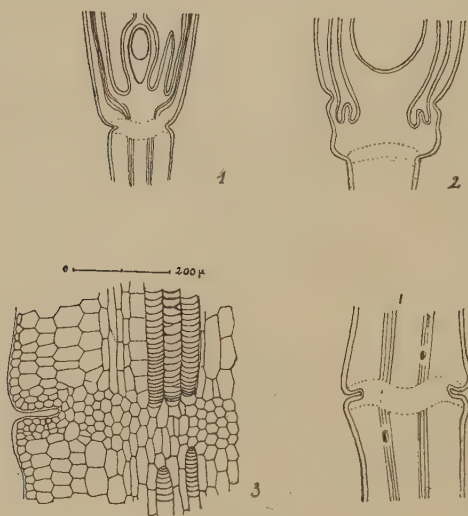


Fig. 23. — Articulatio des pédicelles floraux.
— 1. *Pentathymelæa tibetensis*. — 2. *Daphne Mezereum*. — 3-4. *Linostoma decandrum*.

2. PÉRIANTHE. — Le nombre des faisceaux vasculaires du tube floral est toujours double de celui des lobes ; la moitié de ces faisceaux sont opposés aux lobes, les autres sont alternes.

Chez plusieurs espèces, les faisceaux du tube sont accompagnés chacun d'un fascicule de liber interne, qui passe plus haut dans le filet d'une étamine [*Gnidia imbricata*, *Linostoma decandrum*, *L. scandens* var. *Cambodiana*, *Daphne*, *Pentathymelæa tibetensis*, *Edgeworthia Gardneri* (fig. 25), *Dais cotinifolia*...].

Chez certaines, le fascicule interne possède aussi du bois (*Dicranolepis vestita* Engl...).

Chez d'autres, les faisceaux du tube sont « collatéraux », les fascicules venant des filets allant rejoindre le liber externe (*Drapetes Dieffenbachii*, *Wikstrœmia canescens*, *W. indica*, *Linodendron Lagetta*...).

Chez certaines enfin, chacun des faisceaux du tube est formé de deux ou trois fascicules libéro-ligneux accolés, les plus internes passant dans les étamines (*Gyrinops*, *Aquilaria*, *Phaleria*, *Synaptolepis Kirkii*, *Rhamnoneuron Balansæ*...).

Les faisceaux du tube sont souvent accompagnés de fibres externes, rarement de fibres internes.

Les faisceaux se divisent dans les lobes en un certain

nombre de petits fascicules. Ces fascicules ne présentent jamais de liber interne, sauf chez le *Linostoma scandens* var. *Cambodiana*. Ils sont souvent accompagnés de fibres externes

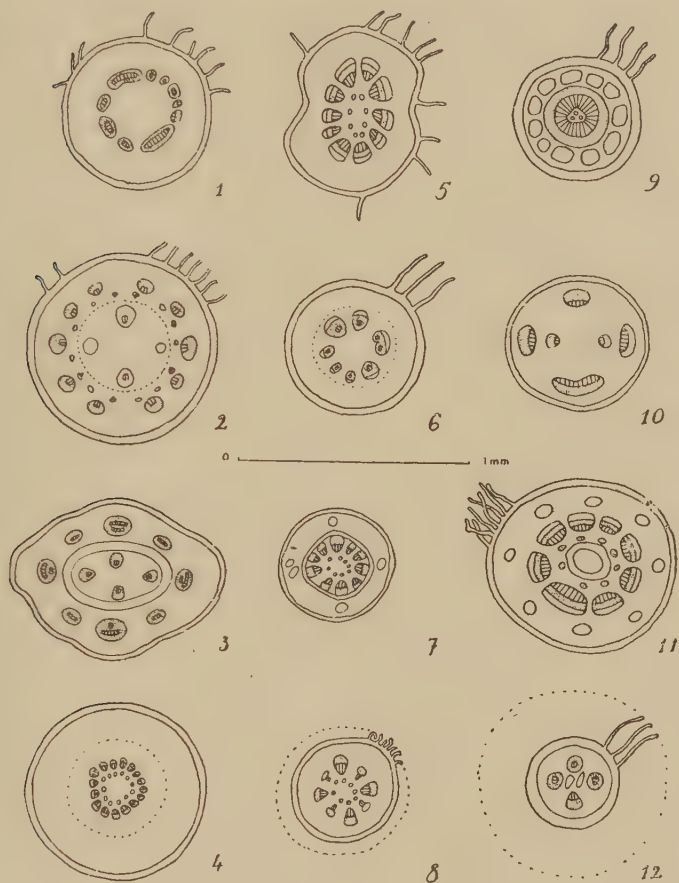


Fig. 24. — Pédicelles floraux. — 1 et 2. *Linodendron Lagetta* : 1, au-dessous de l'articulation ; 2, au-dessus. — 3. *Phaleria platyphylla*. — 4. *Gyrinopsis Cumingiana*. — 5. *Linostoma scandens* var. *Cambodiana*. — 6. *Lasiadenia rupestris*. — 7. *Ovidia Pillo-Pillo*. — 8. *Gnidia imbricata*. — 9. *Wikstroemia cunescens*. — 10. *Synaptolepis Kirkii*. — 11. *Rhamnoneuron Balansæ*. — 12. *Lachnæa densiflora* (3 et 10, coupes au-dessus de l'articulation ; les autres, au-dessous).

lignifiées (*Dicranolepis vestita*, *Synaptolepis Kirkii*, *Linostoma scandens* var. *Cambodiana*, *Gyrinopsis Cumingiana*, *Aquilaria sinensis*, etc.).

3. ÉCAILLES. — Un certain nombre de genres ont des fleurs

portant des écailles à la gorge, comme le *Struthiola striata*. Ce sont ceux de la sous-famille *Aquilarioideæ* et des tribus *Phalerieæ* (*Phalerioideæ*), *Gnidiæ* et *Dicranolepideæ* (*Thymelæoideæ*).

Leurs faisceaux vasculaires n'arrivent pas jusqu'à leur sommet (environ les deux tiers de la partie libre de l'écaille sont parenchymateux). Ils se continuent vers le bas dans le tube floral et reçoivent souvent des fascicules descendant des lobes, qui s'accolent à eux (*Gnidia*, *Linostoma*), ou bien restent parallèles et voisins jusqu'à la base du tube (*Gyrinopsis*).



Fig. 25. — Coupe transv. d'une partie du tube floral d'*Edgeworthia Gardneri*. Faisceau libéro-ligneux avec un faisceau libérien destiné à une étamine, en dedans de lui.

4. STAMINODES. — Il existe des staminodes chez les *Drapetes*. J'ai étudié particulièrement le *D. Diefenbachii* et constaté que les staminodes y étaient complètement dépourvues de vaisseaux.

5. ÉTAMINES. — Le filet et le connectif sont parcourus par un petit faisceau qui, dans la plupart des cas, ne comprend que du liber. Chez quelques espèces, il comprend, en outre, un ou deux vaisseaux ligneux annelés ou spiralés (*Linostoma scandens* var. *Cambodiana*, *Drapetes Diefenbachii*, *Phaleria platyphylla*, *Gyrinopsis Cumingiana*...).

6. PISTIL. — L'ovaire, porté par un pied généralement court, est uniloculaire chez les *Thymelæoideæ* et *Drapetoideæ*, biloculaire chez les *Aquilarioideæ* et *Phalerioideæ*.

a. *Structure du pied*. — Les faisceaux, dans le pied de l'ovaire, montrent des vaisseaux de bois annelés ou spiralés. Ils se séparent des autres faisceaux de la fleur dans le pédicelle, au niveau de l'articulation.

En général, on voit dans le pied de l'ovaire deux faisceaux

(ou groupes de faisceaux) opposés ; quelquefois il y a, en outre, deux petits faisceaux libériens alternes avec les faisceaux libéro-ligneux (ex. *Linodendron Lagetta* Griseb.) ;

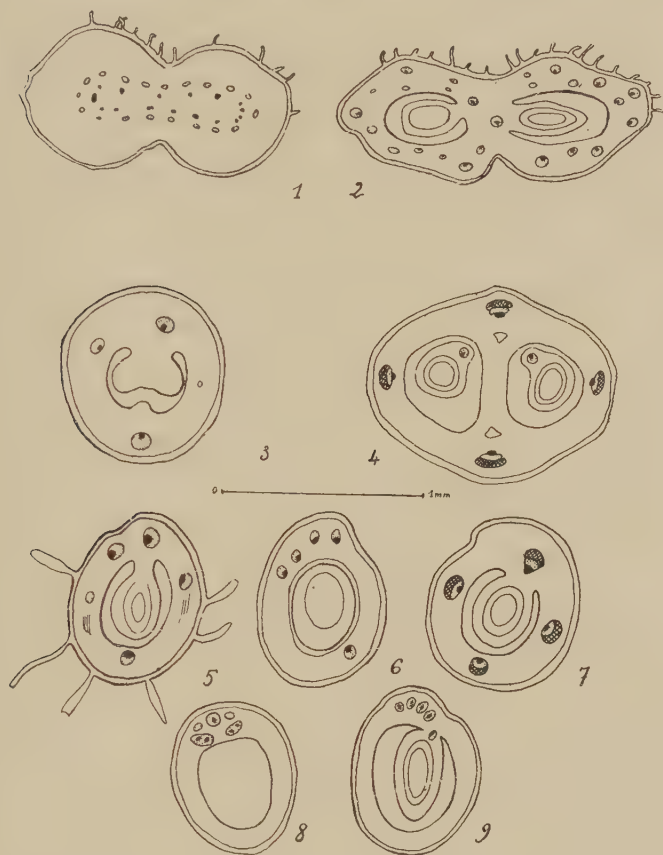


Fig. 26. — Structure de l'ovaire. Coupes transversales. — 1 et 2. *Gyrinopsis Cumingiana* : 1, pied de l'ovaire ; 2, insertion des ovules sur le placenta. — 3. *Phaleria Perrottetiana*. Stade jeune, avec ébauches de deux ovules et d'une cloison tendant à partager l'ovaire en deux. — 4. *P. platyphylla*. — 5. *Linoden Iron Lagetta*. — 6. *Edgeworthia Gardneri*. — 7. *Dicranolepis vestita*. — 8, *Dais cotinifolia*. — 9. *Gnidia imbricata*.

quelquefois, des arcs générateurs (*Gyrinopsis Cumingiana*) ou une assise continue (*Phaleria platyphylla*).

b. *Faisceaux de l'ovaire*. — On observe, en général, deux faisceaux principaux qui suivent le placenta et de un à n fascicules plus petits dans la paroi du carpelle.

Chez le *Phaleria platyphylla*, il y a quatre faisceaux, dont

deux opposés aux loges et deux alternes. Les funicules des deux ovules reçoivent leurs faisceaux du même faisceau placentaire. Il y a des arcs générateurs libéro-ligneux dans les faisceaux de l'ovaire.

7. OVULE ET GRAINE. — Leur étude a déjà fait l'objet d'un important travail de M. Guérin (1). Mes observations me permettent de confirmer les descriptions de cet auteur (genres *Daphne*, *Edgeworthia*, *Dais*, *Gnidia*, *Dicranolepis*, *Aquilaria*, *Gyrinopsis*).

8. DISQUE HYPOGYNE. — Le disque hypogyne reçoit quelques vaisseaux venant des faisceaux du tube chez quelques rares espèces (*Daphne Gnidium*, *Pentathymelæa thibetensis*).

Développement des boutons. — L'allongement du tube floral a toujours lieu tardivement, quand les étamines et le pistil présentent déjà respectivement les grains de pollen et les téguments de l'ovule différenciés. La zone de croissance, qui montre des cloisons horizontales rapprochées, se trouve à la base du tube (*Gnidia imbricata*, *Linostoma decandrum*, *Daphne Gnidium*, *Pentathymelæa thibetensis*, *Phaleria Perrotetiana*...).

Les lobes du périanthe apparaissent toujours les premiers et présentent de très bonne heure des vaisseaux lignifiés.

Les écailles, bien qu'elles présentent assez tôt des vaisseaux lignifiés à leur base, ne développent leur partie parenchymateuse qu'après les lobes, les étamines et le pistil, mais avant le tube floral.

Le développement de l'ovaire présente une particularité intéressante chez le *Phaleria Perrotetiana*. En effet, le jeune ovaire est d'abord uniloculaire dans le bouton ; on constate que c'est un seul et même placenta qui porte les deux mamelons qui formeront les ovules.

Chez des boutons plus âgés, on voit apparaître, en face du

(1) Rech. sur la struct. anat. de l'ov. et de la gr. des Th. (*Ann. Buitenzorg*, t. XXIX, p. 3).

placenta portant les ovules, une lame (fig. 26-3) qui tend, en s'allongeant, à partager l'ovaire en deux loges renfermant chacune un seul ovule.

Si l'on tient compte du fait que, chez les autres espèces de *Phaleria*, la cloison séparant souvent l'ovaire en deux loges est mince et parenchymateuse, et les deux ovules attachés du même côté, il est permis de penser que l'ovaire se développe de la même façon chez les autres espèces du genre.

On peut aussi ramener la structure de l'ovaire des *Aquilarioideæ* à un schéma analogue. Chez ces dernières, la cloison séparant les deux loges s'est à la fois épaissie et raccourcie, si bien que l'ovaire présente en coupe transversale une forme de 8 (fig. 26-2).

Les *Phaleria* se rapprochent donc des *Thymelæoideæ* par la forme de leur ovaire, quand il est jeune, et des *Aquilarioideæ* quand il est complètement développé.

CONCLUSION.

En ce qui concerne la disposition des faisceaux conducteurs, les fleurs des Thyméléacées se répartissent en quatre types :

1^o *Octolepis*. — Périanthé non tubuleux, rebroussement des faisceaux à la base des sépales, faible développement des tissus conducteurs dans le périanthé et l'ovaire 4- ou 5-loculaire.

Autres genres. — Caractères communs : développement tardif du tube floral ; pédicelle articulé, au moins dans les boutons.

2^o *Pimelea*. — Faisceaux du tube en nombre égal à celui des lobes.

3^o *Daphne*. — Faisceaux du tube en nombre double de celui des lobes. Pas d'écailles à la gorge du tube ; mais les faisceaux alternes avec les lobes se ramifient plus bas que les autres et se différencient après eux dans les boutons.

4^o *Struthiola*. — Faisceaux du tube en nombre double de celui des lobes. Des écailles à la gorge du tube, parfois fendues

en long. Les faisceaux du tube alternent avec les lobes passent dans les écailles, à part quelques fascicules qui s'anastomosent avec les faisceaux voisins.

Nature du tube floral. — Les faisceaux de l'ovaire se séparant dans le pédicelle, au-dessus de l'articulation, le tube n'est pas un réceptacle invaginé, mais résulte de la confluence de tous les verticilles floraux externes.

Nombre des verticilles. — Les faits exposés ci-dessus permettent de penser que le verticille des pétales n'est entièrement absent que chez les *Pimelæa*. Dans les autres genres, il est représenté par ses faisceaux : il peut avoir ses pièces libres à la partie supérieure (écailles), ou entièrement confluantes avec les sépales.

Les faisceaux des étamines dépendent toujours étroitement de ceux des pièces externes auxquelles elles sont superposées. En général, ils ne sont formés que de liber.

En résumé, les Thyméléacées nous paraissent mériter d'être considérées non comme de vraies Apétales, mais comme dérivées de plantes bipérianthées.

Cette étude anatomique confirme entièrement les affinités principales découvertes par la morphologie : les Thyméléacées se placent entre les Élaagnacées et les Rosacées. Comme les premières (*Shepherdia*, *Elæagnus*), elles ont la fleur en tube renfermant des faisceaux en nombre double des lobes, faisceaux à bois complètement entouré par le liber (1). De même l'ovule est dressé, inséré à la base du placenta dans les boutons des Thyméléacées ; chez les Élaagnacées, il conserve cette insertion dans la fleur adulte.

Parmi les Rosacées, notre famille se rapproche des Sangui-sorbées, dépourvues de corolle (les *Alchemilla* ne présentent, comme les Thyméléacées, qu'un petit nombre d'étamines) ; des Amygdalées [par le pistil libre, les sépales, pétales et étamines confluentes en tube par leur base, la coupe florale purement appendiculaire comme chez certains genres de cette tribu (2) : *Prunus*, *Maddenia*, *Pygeum*].

1. SERVETZ, Monographie des Élaagnacées (Thèse de Paris, 1909).

2. G. BONNE, Rech. sur le pédicelle et la fleur des Rosacées (Thèse de Paris, 1928).

Nous avons mis en lumière un fait qui, joint à d'autres caractères externes, rapproche les Thyméléacées des Protéacées, par les *Phalerioides* d'une part, les *Grevillea* et *Banksia* de l'autre. C'est la division en deux d'un carpelle d'abord simple, par une cloison plus ou moins complète qui sépare l'un de l'autre les deux ovules.

Quant aux autres familles, Lauracées, Santalacées, Lythracées, dont on a cru pouvoir rapprocher celle que nous étudions, il n'était pas besoin d'étude anatomique pour voir les nettes différences qui les en séparent, et je ne crois pas nécessaire ici de les rappeler.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude que nous venons de faire nous amène aux conclusions suivantes sur les modifications du type anatomique suivant le climat, les caractères des tissus conducteurs et l'anatomie florale des Thyméléacées.

1^o CARACTÈRES LIÉS AU CLIMAT. — Les caractères anatomiques généraux des Thyméléacées étant déjà bien connus, je me suis efforcé de déterminer les différences que présente ce type anatomique suivant les divers climats. Mes observations montrent qu'au point de vue des caractères particuliers qu'ils impriment à la structure les climats se différencient surtout par l'abondance de l'eau. On distingue donc des caractères anatomiques propres aux Thyméléacées des régions sèches :

Feuille. — Cuticule épaisse, épiderme dédoublé, stomates surmontés d'un fort anneau d'épaississement, mésophylle lacuneux, souvent centrique.

Rameaux. — Liège épais, nombreuses fibres péricycliques non en cellulose pure, nombreux vaisseaux dans le bois, moelle petite.

Les Thyméléacées des régions humides présentent, pour la plupart, des caractères opposés aux précédents.

Un autre facteur du climat, la *luminosité de l'air*, correspond aussi avec netteté à un caractère de structure, l'épaisseur du tissu en palissade de la feuille.

Les anomalies des tissus conducteurs ne dépendent pas du climat.

2^o ÉTUDE DES TISSUS CONDUCTEURS. — *Liber.* — Nous avons montré que le liber des Thyméléacées renfermait des tubes criblés, présentant des ramifications et des anastomoses. Chaque article porte en général deux ou trois cribles sur les cloisons terminales et de nombreux petits cribles sur

les cloisons longitudinales. Les cellules compagnes sont très étroites.

Les *fibres* présentent chez plusieurs espèces des dimensions qui les rendent utilisables. Elles montrent souvent des excroissances latérales plus ou moins importantes. Les réactifs de la *lignine* ne révèlent la présence de cette substance que dans la partie interne de la membrane de certaines fibres.

Bois. — La plupart des caractères du bois chez les Thyméléacées étant déjà étudiés, je n'ai considéré que la disposition des vaisseaux au sein du bois secondaire, au point de vue de sa constance dans chaque groupe naturel. J'ai montré que, dans cette famille, deux plantes parentes présentaient toujours une similitude de ce caractère anatomique de leur bois ; inversement, les *Drapetes* et *Octolepis*, bien distincts des autres Thyméléacées par des caractères importants, s'en écartent aussi nettement par la structure de leur bois secondaire.

Anomalies de la disposition des tissus conducteurs. — On trouve, chez les Thyméléacées, plusieurs sortes d'anomalies dans la disposition des tissus conducteurs, les unes primitives, les autres apparaissant secondairement.

a. *Liber interne.* — Mes observations sur les cribles et leurs cals confirment la présence de *tubes criblés* dans les faisceaux internes. J'ai montré que le développement plus ou moins grand de ce tissu, sa disposition en faisceaux ou en anneau continu, les caractères de ses fibres, dépendaient de l'âge et du port de la plante et ne constituaient que des caractères taxinomiques de faible valeur.

Au point de vue de leur trajet, les faisceaux criblés internes se continuent presque toujours dans la feuille, où ils sont situés soit au-dessus du bois, soit sur les deux bords de la méristèle. Cette différence a la valeur d'un caractère générique.

Quant à l'origine de ces faisceaux, l'étude de plantules appartenant aux genres *Daphne* et *Thymelæa* montre qu'elle n'est pas médullaire. Leur différenciation est postérieure à celle du liber normal, mais antérieure à celle de la moelle. La différenciation se produit en effet de dehors en dedans : liber externe, bois et liber interne.

La structure des sommets de rameaux confirme, chez plusieurs autres genres, que le tissu criblé interne se forme toujours dans le bord interne du procambium en files radiales, et non dans la moelle.

Le tissu criblé interne subit continuellement des modifications : des éléments nouveaux se forment sur le bord externe du tissu criblé circummédullaire, soit par des cloisonnements non parallèles, soit par le fonctionnement d'arcs générateurs. Au fur et à mesure de l'accroissement de ces éléments nouveaux, ceux qui sont situés vers le bord interne de la moelle meurent et sont écrasés.

On ne rencontre le tissu criblé intraligneux que dans la tige et les feuilles : il manque dans la racine. A la base de la tige, son épaisseur diminue progressivement jusqu'au niveau où l'on ne trouve plus ni tissu criblé intraligneux ni moelle. Dans la plantule de *Daphne* et de *Thymelæa*, ces faisceaux se terminent en pointe aveugle à la base ou au milieu de l'axe hypocotylé.

Faisceaux ligneux circummédullaires. — Les fascicules lignifiés signalés par certains auteurs dans la région circummédullaire des tiges de plusieurs Thyméléacées ne sont pas des faisceaux indépendants ; ils ne sont séparés du reste du bois que sur une portion limitée de leur trajet et s'y accolent de nouveau au-dessus et au-dessous.

Dans les feuilles des *Aquilarioideæ*, on rencontre aussi des fascicules ligneux supérieurs et isolés qui se rendent à l'insertion de la trace foliaire sur la stèle, mais s'arrêtent à cette hauteur sans se raccorder à d'autres faisceaux.

b. *Tissu criblé inclus.* — On trouve des îlots cellulósiques inclus dans le bois secondaire chez les *Aquilarioideæ* et chez certains *Linostoma*, *Lophostoma* et *Synaptolepis*.

J'ai mis en évidence, dans ces îlots, la présence de cribles simples et en plages ; j'ai montré que ce tissu constituait des faisceaux plus ou moins anastomosés en réseau, dans l'épaisseur du bois secondaire, et passant régulièrement dans les feuilles.

Les faisceaux criblés inclus des *Aquilarioideæ* diffèrent de ceux des trois autres genres par plusieurs caractères.

Chez les premières, la zone extra-cambiale est presque complètement dépourvue de tubes criblés, ces derniers étant au contraire nombreux dans les faisceaux inclus ; les faisceaux inclus se forment de très bonne heure, et l'on en voit dans des rameaux très jeunes. Ils forment donc la partie essentielle de l'appareil conducteur de la sève élaborée. Les communications avec la région externe doivent se faire par les rayons du bois secondaire, qui sont toujours coupés par des faisceaux inclus et dont les cellules sont pourvues de larges ponctuations.

Chez les seconds, les tubes criblés sont plus nombreux dans le liber normal que dans les faisceaux inclus. Ces derniers ne commencent à se former que chez des rameaux assez âgés.

Chez toutes ces plantes, les éléments des faisceaux inclus sont peu différents de ceux du liber normal.

La formation de ces faisceaux n'a pas toujours lieu suivant le même processus : le tissu criblé est produit tantôt directement par le bord interne du cambium, tantôt indirectement par dédoublement d'un arc de cambium : le bord externe de l'arc interne contribue alors à la formation de l'îlot. Cette formation est toujours précédée d'un arrêt momentané de la formation des cellules ligneuses par le cambium, dans le secteur correspondant à l'îlot.

Au bout de quelque temps, les cals des cribles s'épaississent beaucoup dans les faisceaux inclus. Les plus proches du centre de la tige n'ont plus vraisemblablement de rôle conducteur.

3^o COMPARAISON ENTRE LES FAISCEAUX CIBLÉS INTRALIGNEUX ET INTERLIGNEUX. — Les faisceaux criblés intraligneux sont des formations qui existent dès le début de la différenciation histogénique, tandis que les faisceaux interligneux n'apparaissent que lorsque les tissus conducteurs ont déjà une épaisseur notable.

Cette différence d'origine est bien confirmée par la structure des *pédoncles floraux*. En effet, quand les rameaux d'une espèce présentent des faisceaux criblés intraligneux, — ce qui est le cas général, — les pédoncles floraux en sont

également pourvus. Au contraire, chez les espèces qui présentent des faisceaux criblés inclus, dans le bois secondaire des rameaux, on ne retrouve pas cette anomalie dans les pédoncules (ex. *Aquilaria*, *Linostoma*). Or, les pédoncules sont des rameaux portant des feuilles non assimilatrices et à formations secondaires peu développées. La comparaison de leur structure avec celle des rameaux ordinaires montre bien que les faisceaux intraligneux se développent dans tous les rameaux, quel que soit leur rôle, assimilation ou reproduction ; au contraire, des faisceaux intraligneux ne se différencient dans un axe que s'il porte des feuilles assimilatrices.

4^o ANOMALIES DE STRUCTURE DANS LES RHIZOMES. — Plusieurs espèces de Thyméléacées, originaires de régions subissant une saison sèche, sont pourvues de rhizomes. Ces derniers présentent une structure anormale chez l'espèce *Daphne Gnidium*. On trouve, dans le rhizome de cette plante, de nombreuses pseudo-stèles qui sont dues à l'apparition d'assises génératrices libéro-ligneuses supplémentaires dans le parenchyme ligneux secondaire.

Cette anomalie diffère nettement de celles dont il est question dans les paragraphes précédents. En effet, elle donne lieu à la production de tissus *tertiaires* abondants ; elle est spéciale à la partie souterraine de la plante et n'apparaît que dans des organes déjà âgés.

Cette structure anormale se rapproche de celles qu'on observe chez des plantes d'autres familles, soit dans les organes aériens (*Banisteria* et *Mendoncia* par exemple), soit dans les organes souterrains (Rhubarbe).

Je n'ai pu découvrir d'agent modificateur de la structure, et l'anomalie ne semble pas être de nature pathologique. On observe parfois des assises génératrices anormales dans certaines maladies, dues par exemple à des Champignons ou à des Bactéries (cancer des plantes) ; mais les altérations de la structure produites dans ce dernier cas diffèrent de celle que j'ai observée dans le rhizome du *Daphne Gnidium*.

5^o ANATOMIE DES FLEURS. — L'étude anatomique amène à répartir les fleurs des Thyméléacées en quatre types :

Le premier est représenté par le genre *Octolepis*. Il se distingue : par la forme du périanthe, qui n'est pas tubuleux ; par le rebroussement des faisceaux à la base des sépales, et par le faible développement des tissus conducteurs dans le périanthe et l'ovaire.

Les trois derniers présentent deux caractères communs : le développement tardif du tube floral et la présence d'une articulation du pédicelle.

Le second type est représenté par le genre *Pimelea*. Il a pour caractère anatomique particulier le nombre des faisceaux vasculaires dans le pédicelle et le tube du périanthe. Ce nombre est égal à celui des lobes, alors qu'il est double chez les deux types suivants.

Ces derniers renferment presque tous les genres de la famille.

Type *Daphne*. — Fleurs sans écailles à la gorge du tube. Le périanthe tubuleux renferme deux verticilles de faisceaux, les uns correspondant aux lobes, les autres alternes. Ces derniers se ramifient au-dessus du niveau où s'insèrent les étamines inférieures. Dans les boutons, ils se différencient après les faisceaux vasculaires qui correspondent aux lobes. Ils appartiennent donc à un verticille plus interne.

Type *Struthiola*. — Fleurs présentant des écailles à la gorge du tube.

Le périanthe tubuleux renferme encore deux verticilles de faisceaux vasculaires, les uns correspondant aux lobes, les autres alternes. Ces derniers se rendent à la base des écailles, mais celles-ci reçoivent également un ou deux fascicules, des faisceaux correspondant aux lobes.

CONSTITUTION DE LA FLEUR CHEZ LES THYMÉLÉACÉES.

a. *Nature du tube floral*. — Les faisceaux vasculaires allant à l'ovaire sont nettement distincts de ceux du tube dans la partie supérieure du pédicelle floral. Donc, le tube ne renferme que les faisceaux des verticilles externes. Il est « appendiculaire » et non « axile » ; ce n'est pas un réceptacle invaginé.

b. *Nombre de verticilles constituant le tube floral*. — Chez

les deux derniers types, le tube floral renferme, on l'a vu, deux verticilles de faisceaux vasculaires, dont l'un, superposé aux étamines inférieures, se différencie après l'autre.

Quand le tube floral porte des écailles à la gorge, les faisceaux du verticille interne se rendent à la base de ces écailles ; on peut penser que les écailles forment la partie supérieure et libre de pétales, concrescents avec les sépales par leur base.

Quand le tube floral ne porte pas d'écailles, les faisceaux vasculaires alternes avec les lobes du tube sont encore présents ; alors les pétales n'ont pas de partie supérieure libre et sont concrescents avec les sépales jusqu'à leur sommet.

En général, les faisceaux des *étamines* sont formés seulement de liber. Dans le tube floral, ces faisceaux libériens s'accolent aux faisceaux libéro-ligneux des pièces externes, auxquelles les étamines sont superposées.

En résumé, le tube floral des Thyméléacées est dû, le plus souvent, à la concrescence des quatre verticilles externes de « feuilles florales » ; il ne s'allonge que tardivement.

La marche des faisceaux et l'existence de types intermédiaires montre qu'il est justifié de considérer les Thyméléacées non comme de vraies Apétales, mais comme dérivées de plantes à plusieurs enveloppes florales, par perte ou modification (écailles) d'un verticille.

AFFINITÉS DÉDUITES DE L'ANATOMIE FLORALE.

Par suite du petit nombre des familles étudiées à ce point de vue, je n'ai pu faire de comparaisons assez nombreuses. Mais, dans l'ensemble, les affinités indiquées par l'étude anatomique confirment les résultats de l'étude morphologique.

Les Éléagnacées sont très voisines des Thyméléacées, qui les rattachent aux Rosacées. En effet, les *Shepherdia* et les *Elæagnus* ont aussi la fleur en tube renfermant des faisceaux en nombre double de celui des lobes [Servettaz (1)], et le liber de ces faisceaux enveloppe complètement le bois.

(1) Monographie des Éléagnacées (*Thèse de Paris*, 1909).

L'ovule est dressé, inséré à la base du placenta ; or, j'ai pu constater que, chez les Thyméléacées, il occupe d'abord cette place dans les boutons et ne devient pendant que plus tard.

Il existe aussi des affinités entre la famille des Thyméléacées et celle des Rosacées. On sait que les plantes de la tribu des Sanguisorbées sont dépourvues de corolle. Les *Alchemilla* ne présentent qu'un petit nombre d'étamines, comme les Thyméléacées. Les plantes de la tribu des Amygdalées présentent aussi des points de rapprochement avec les Thyméléacées par leur pistil libre, la concrescence des bases des sépales, pétales et étamines, la nature appendiculaire de la coupe florale chez certains genres [*Pygeum*, *Maddenia*, *Prunus* (G. Bonne, *loc. cit.*)].

La sous-famille des *Phalerioideæ* montre quelques affinités avec les Protéacées par les genres *Grevillea* et *Banksia*. Le principal caractère commun consiste dans la présence d'un seul carpelle portant deux ovules, pouvant être séparés l'un de l'autre par une cloison plus ou moins complète.

Trois autres familles sont beaucoup moins proches des Thyméléacées que les précédentes. Les Lythracées ne présentent guère de points de contact : en particulier, la structure de l'ovaire et l'insertion des étamines les éloignent nettement des Thyméléacées. Quant aux Lauracées, elles présentent des caractères différents, qui sont bien connus et n'offrent avec les Thyméléacées que des ressemblances de port. Certaines Combrétacées ont des traits communs avec divers genres de la famille étudiée ici, mais ne s'en distinguent pas moins de la façon la plus nette.

Les caractères saillants mis en relief par cette étude : faibles modifications du type anatomique sous des climats très différents, disposition particulière des tissus conducteurs, diagramme floral très éloigné du type primitif, montrent que la famille des Thyméléacées est formée de plantes très évoluées. On sait que des empreintes en ont été trouvées à partir du Tertiaire, c'est-à-dire de l'époque où la végétation a pris sa physionomie actuelle.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o **Zoologie** : Évolution et adaptations de la ceinture et du membre antérieurs chez les Vertébrés.

2^o **Géologie** : Évolution des Ammonites de l'ère primaire.

Vu et approuvé :

Paris, le 24 Décembre 1929.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

